

## LES STRATEGIES ADAPTATIVES DES OISEAUX DE MER

P. JOUVENTIN \* et J.-L. MOUGIN \*\*

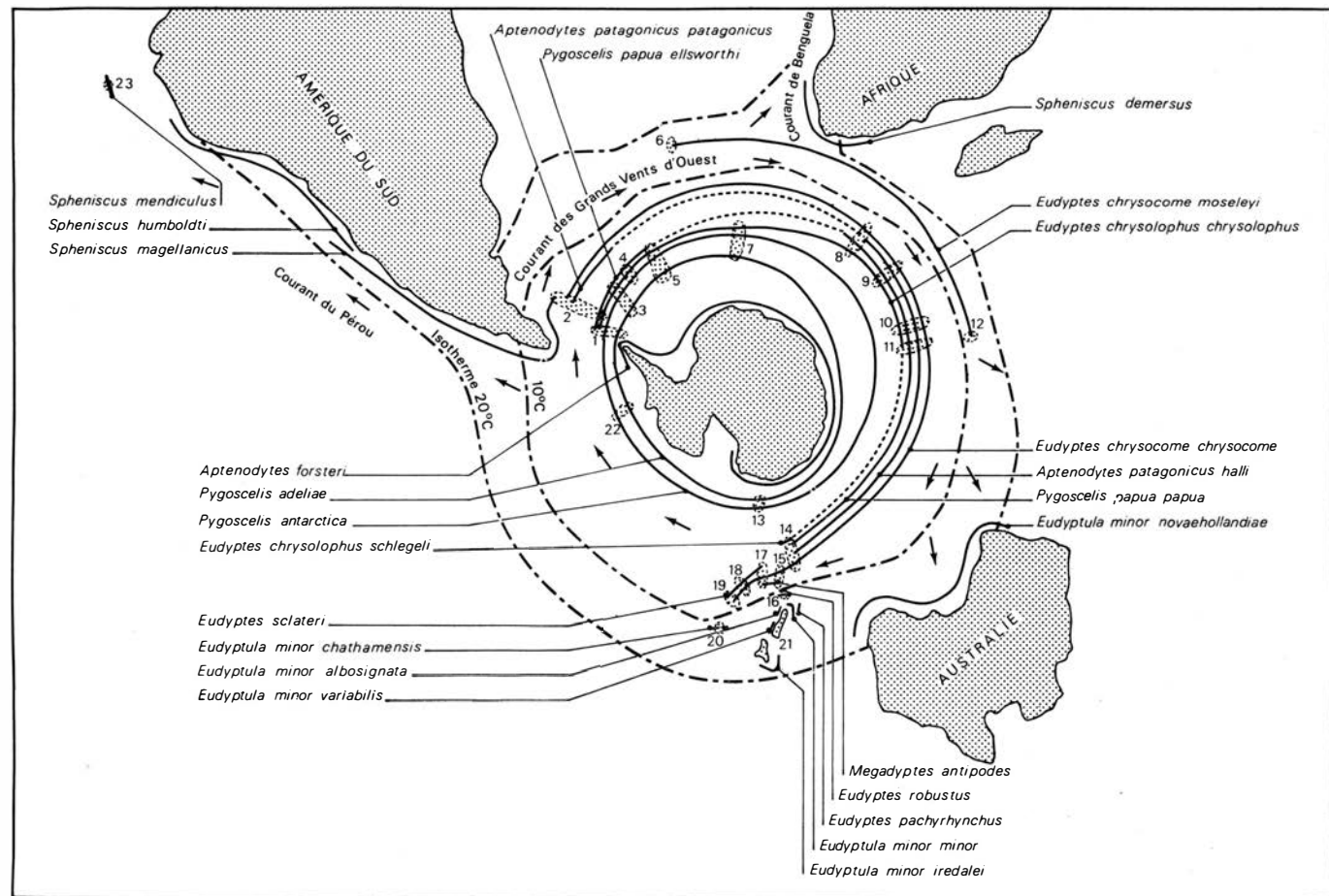
Depuis une dizaine d'années les ornithologues s'intéressent de plus en plus aux processus évolutifs. Il ne s'agit plus seulement de collectionner des faits mais de s'en servir pour vérifier ou infirmer de nouvelles hypothèses de travail. Après la systématique, la paléontologie et l'anatomie, ce fût le tour de l'éthologie, de l'écologie et même de la biochimie à être renouvelées par la nouvelle biologie évolutive enrichie par les apports de la génétique des populations.

David Lack a ouvert la voie en démontrant la valeur heuristique de cette approche adaptative de l'étude des oiseaux. Il s'est intéressé à la biologie de la reproduction et en a brossé un tableau d'ensemble remarquablement cohérent (1968). Nous avons essayé dans cet article de suivre son exemple, voire de développer certains de ses points de vue en restreignant notre champ d'étude aux oiseaux de mer et en prenant en compte, non seulement la morphologie, mais aussi le comportement et la physiologie. Notre dessein est de démontrer le caractère adaptatif de nombre de ces caractères et leur interdépendance dans la réalisation d'un ensemble hautement significatif. En d'autres termes, nous voulons insister non seulement sur la fonction adaptative de chacune des caractéristiques prises isolément, mais aussi et surtout sur l'importance pour l'organisme de ce faisceau d'adaptations convergentes. Outre les données de la littérature, notre mise au point s'appuie essentiellement sur notre expérience personnelle des oiseaux de mer des deux hémisphères, en particulier sur les espèces antarctiques et subantarctiques.

---

\* Adresse : Laboratoire d'Evolution des Vertébrés, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, place Eugène-Bataillon, F 34060 Montpellier.

\*\* Adresse : Laboratoire de Zoologie des Mammifères et Oiseaux, Muséum National d'Histoire Naturelle, 55, rue de Buffon, F 75005 Paris.



## I. — CLASSIFICATION ET REPARTITION GEOGRAPHIQUE

Alors que l'on peut reconnaître 28 ordres différents d'oiseaux terrestres, divisés en de nombreux sous-ordres, les oiseaux de mer regroupent seulement 5 ordres comprenant moins de 300 espèces, soit 3 % des oiseaux connus. Le petit nombre des espèces est compensé par l'importance de leurs populations. Les étendues océaniques couvrent, en effet, 70 % de la surface du globe et c'est parmi les oiseaux de mer que l'on trouve probablement les populations aviennes les plus nombreuses.

Nous sommes partis d'une comparaison entre Alcidés et Sphéniscidés. Bien que les pingouins ne soient pas les équivalents exacts des manchots, c'est cependant leur commune et étroite adaptation à la vie marine qui les a fait s'écarter du mode de vie aérien, voire en être absents totalement (1) pour aboutir à un certain nombre de convergences (puisque ces deux groupes ne sont pas étroitement apparentés).

Avant de passer en revue ces adaptations, il convient de donner un aperçu de la classification et de la répartition géographique des différents ordres d'oiseaux de mer. Les manchots forment une seule famille, celle des Sphéniscidés, qui comprend 16 ou 17 espèces suivant les auteurs. Elle est limitée à l'hémisphère austral, mais s'étend du continent antarctique aux îles Galapagos sous l'équateur. Les pingouins ou Alciformes (23 espèces) occupent l'hémisphère boréal. Ils sont, comme les manchots, plus abondants dans les mers froides à forte productivité biologique.

Si l'on relie par une ligne les lieux de reproduction de chacune des espèces de manchots, il apparaît des cercles concentriques qui se confondent avec les latitudes (fig. 1). Or, dans l'hémisphère Sud, les isothermes marins suivent aussi le plus souvent les latitudes : les processus de spéciation des manchots ont donc été influencés au premier chef par la température de surface des mers (Jouventin, 1978 et sous presse), ce qui est fréquent chez les animaux qui pas-

---

(1) Ceci est évident pour les pingouins et généralement admis aujourd'hui pour les manchots (Simpson, 1976).

---

Figure 1. — Diagramme de distribution des Sphéniscidés. Les lignes relient les lieux de reproduction, les pointillés suggèrent l'isolement géographique. Les courants froids, les isothermes 10° et 20° C de l'eau sont indiqués pour expliquer cette distribution (Jouventin, 1978). 1 - I. Shetland du Sud ; 2 - I. Falkland ; 3 - I. Orcades du Sud ; 4 - I. Georgie du Sud ; 5 - I. Sandwich du Sud ; 6 - I. Tristan da Cunha, I. Gough ; 7 - I. Bouvet ; 8 - I. Marion, I. Prince-Edouard ; 9 - I. Crozet ; 10 - I. Kerguelen ; 11 - I. Heard ; 12 - I. Nouvelle Amsterdam, I. Saint-Paul ; 13 - I. Balleny ; 14 - I. Macquarie ; 15 - I. Auckland ; 16 - I. Snares ; 17 - I. Campbell ; 18 - I. Antipodes ; 19 - I. Bounty ; 20 - I. Chatham ; 21 - Nouvelle-Zélande ; 22 - I. Pierre-I ; 23 - I. Galapagos.

sent la majeure partie de leur vie dans l'eau (Jouventin et Cornet, 1980). Les pingouins, bien que moins « marins » que les manchots, puisqu'ils sont capables de voler (à l'exception du Grand Pingouin éteint au siècle dernier) ont été eux aussi influencés au cours de leur spéciation par les isothermes marins ; le phénomène est cependant beaucoup moins net que chez les manchots, car l'hémisphère Nord est parsemé de masses continentales qui troublent l'ordonnement des isothermes et favorisent l'isolement géographique des colonies reproductrices.

Les Lariformes sont généralement subdivisés en deux familles : les Stercorariidés avec 5 ou 6 espèces de labbes, et les Laridés avec 45 à 48 espèces de goélands et de mouettes (Larinés) et 45 à 47 espèces de sternes (Sterninés). La plupart des représentants de ce groupe cosmopolite sont côtiers et/ou terrestres, ce qui explique leur moins grande abondance dans l'hémisphère Sud où les terres émergées sont relativement plus rares.

A l'inverse, les Procellariiformes, qui sont pélagiques et beaucoup plus sensibles à la prédation terrestre, nidifient rarement sur les bordures des continents mais plutôt sur les îles, c'est-à-dire surtout dans l'hémisphère Sud. Ils comportent 4 familles. Celle des Diomédéidés est constituée par les albatros (13 espèces dont 3 dans le Pacifique Nord). Les pétrels-tempête ou Hydrobatidés (21 espèces) et les différents pétrels ou Procellariidés (60 espèces) se reproduisent surtout dans l'hémisphère austral. Quant aux 4 pétrels-plongeurs de la famille des Pélécanoïidés, ils n'existent que dans les mers du sud, vraisemblablement parce qu'ils semblent occuper la même niche écologique que certains pingouins vivant dans l'hémisphère boréal.

Le dernier ordre, les Pélécaniformes, se divise en 6 familles dont 5 d'oiseaux de mer : les Phaethontidés (3 espèces de phaethons) et les Frégatidés (5 espèces de frégates) vivent sous les tropiques ; les Pélécanidés (6 ou 8 espèces de pélicans, dont une seule réellement marine ce qui explique que nous n'en parlerons pas), les Sulidés (9 espèces de fous) et les Phalacrocoracidés (29 espèces de cormorans) vivent sous toutes les latitudes, hormis les plus hautes.

Sur le tableau I, les oiseaux-plongeurs homologues — c'est-à-dire se déplaçant à l'aide des membres antérieurs — sont pris comme exemple et passés en revue. 21 pingouins sur 23 possèdent une distribution géographique localisée, ce qui est dû aux masses continentales qui compartimentent en secteurs l'hémisphère boréal. Les Alcidés occupent tout l'hémisphère nord, alors que les deux autres groupes se partagent l'hémisphère sud — les latitudes tropicales étant à peu près délaissées par les trois groupes.

TABLEAU I

*Répartition géographique, rythme nycthéral et mode de nidification des Alcides, Sphéniscidés et Pélécanoidés.*

	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O
<u>Uria aalge</u>	+			+	+							+		+	
<u>Uria lomvia</u>	+			+	+							+		+	
<u>Alca torda</u>	4		+	+	+							+		+	
<u>Pinguinus impennis</u>	4		?	+								?		+	
<u>Cepphus grylle</u>	8		+	+	+							+		+	
<u>Cepphus columba</u>	5		+	+	+							+		+	
<u>Cepphus carbo</u>	2			+	+									+	
<u>Brachyramphus marmoratus</u>	5			+									+	?	
<u>Brachyramphus brevirostris</u>	3			+										+	
<u>Endomychura hypoleuca</u>	3				+								+	+	
<u>Endomychura craveri</u>	3				+								+	+	
<u>Synthliboramphus antiquus</u>	5			+	+								+	+	
<u>Synthliboramphus wumizusume</u>	2				+									+	
<u>Alle alle</u>	8		+	+									+		+
<u>Ptychoramphus aleuticus</u>	3			+	+								+		+
<u>Aethia cristatella</u>	5		+	+									+		+
<u>Aethia pygmaea</u>	5			+											+
<u>Aethia pusilla</u>	5		+	+									+		+
<u>Cyclorhynchus psittacula</u>	5		+	+									+		+
<u>Cerorhinca monocerata</u>	5			+									+		+
<u>Fratercula arctica</u>	4		+	+	+								+		+
<u>Fratercula corniculata</u>	5		+	+									+		+
<u>Lunda cirrhata</u>	5		+	+	+								+		+
<u>Aptenodytes patagonicus</u>	+								+	+		+		+	
<u>Aptenodytes forsteri</u>	+									+		+		+	
<u>Pygoscelis papua</u>	+								+	+		+		+	
<u>Pygoscelis adeliae</u>	+									+	+	+		+	
<u>Pygoscelis antarctica</u>	9									+		+		+	
<u>Eudyptes chrysocome</u>	+							+	+	+	+	+		+	+
<u>Eudyptes pachyrhynchus</u>	7								+			+		+	+
<u>Eudyptes robustus</u>	7								+			+		+	
<u>Eudyptes sclateri</u>	7								+			+		+	+
<u>Eudyptes chrysolophus</u>	+									+	+	+		+	
<u>Megadyptes antipodes</u>	7								+			+		+	
<u>Eudyptula minor</u>	7								+	+		+		+	
<u>Spheniscus demersus</u>	6								+			+		+	
<u>Spheniscus humboldti</u>	3								+			?		+	
<u>Spheniscus magellanicus</u>	3								+	+	+	?		+	
<u>Spheniscus mendiculus</u>	3							+				+		+	
<u>Pelecanoides garnotii</u>	3								+			+		+	
<u>Pelecanoides magellani</u>	3								+	+		+		+	
<u>Pelecanoides georgicus</u>	+								+	+	+	+		+	
<u>Pelecanoides urinator</u>	+								+	+	+	+		+	

Répartition longitudinale : A - Circumpolaire, B - Sectoriel ; répartition latitudinale : C - Arctique, D - Subarctique, E - Subtropical N., F - Tropical, G - Subtropical S., H - Subantarctique (basse latitude), I - Subantarctique (haute latitude), J - Antarctique (basse latitude), K - Antarctique (haute latitude) ; Rythme nycthéral : L - Diurne, M - Nocturne ; Mode de nidification : N - Epigée, O - Hypogée. 1. Europe, 2. Asie, 3. Amérique, 4. Europe et Amérique, 5. - Asie et Amérique, 6. Afrique, 7. Australie et Nouvelle-Zélande, 8. Europe, Asie et Amérique, 9. Secteur américain de l'Antarctique.

## II. — ADAPTATIONS MORPHOLOGIQUES

### 2.1. — TAILLE DU CORPS

La forme générale du corps (ou « *body build* ») traduit avec évidence l'adaptation au milieu dans lequel évolue l'animal. Mais, dans le cas des oiseaux de mer, l'air et l'eau imposent à peu près les mêmes contraintes, et c'est moins par la forme « en torpille » du corps que par la réduction alaire que l'on peut caractériser l'adaptation à la plongée ou au vol.

La variabilité de taille dans ce groupe est considérable, puisque l'on passe du Pétrel-tempête *Halocyptena microsoma*, d'une vingtaine de grammes, au Manchot empereur (*Aptenodytes forsteri*) qui peut atteindre 40 kg (poids des adultes). Aussi ce caractère est-il utile à étudier. De fait, il apparaît une corrélation nette entre le poids des espèces et leur mode de nidification. Dans le tableau II, on constate, en comparant les trois ordres possédant à la fois des nicheurs à l'air libre (ou épigés) et en terriers (ou hypogés), que les espèces épigées pèsent en moyenne près de trois fois plus chez les manchots, cinq fois plus chez les pingouins (cf. tableau I, colonnes N et O) et dix fois plus chez les pétrels au sens large, que les formes apparentées à nidification hypogée.

TABLEAU II

*Comparaison des poids des adultes entre espèces à nidification épigée et hypogée.*

Mode de nidification	EPIGE	HYPOGE
Alciformes .....	(5) 1 570 $\pm$ 1 735 230-5 000	(16) 296 $\pm$ 172 90-805
Sphénisciformes .....	(8) 8 425 $\pm$ 7 762 3 000-27 500	(8) 2 881 $\pm$ 894 1 100-4 200
Procellariiformes .....	(19) 3 127 $\pm$ 2 290 380-8 750	(60) 303 $\pm$ 294 21-1 270

Le poids corporel est donné en grammes.

### 2.2. — FORME DU BEC

Autre particularité notable chez les oiseaux de mer, la forme du bec peut être très différente d'une espèce à l'autre. Comme chez les oiseaux terrestres, il semble qu'il faille considérer la forme du bec comme une adaptation au régime alimentaire, malheureusement encore trop mal connu chez les oiseaux de mer. Les planctonophages ont généralement le bec plus large à la base alors que les ichtyophages en ont un plus long, ce qui doit favoriser la capture de proies actives. C'est particulièrement net chez les Alciformes (Bédard, 1969). L'indice largeur/longueur du bec chez 11 espèces ichtyophages de pingouins est de  $0,248 \pm 0,034$  (0,207 - 0,306),

alors qu'il est de  $0,471 \pm 0,148$  (0,244 - 0,704) pour 10 espèces planctonophages. Chez les Procellariiformes, l'indice est aussi plus faible chez les ichtyophages (Mougin, 1975) ; les pétrels-plongeurs, uniquement planctonophages, possèdent un fort indice, comme on pouvait s'y attendre :  $0,526 \pm 0,027$  (0,495 - 0,568),  $n = 4$ . Chez les Sphénisciformes, la différence existe mais est moins forte :  $0,404 \pm 0,077$  (0,313 - 0,502) pour 3 espèces ichtyophages et  $0,493 \pm 0,059$  (0,402 - 0,546) pour 4 espèces planctonophages.

### 2.3. — TAILLE DE L'AILE

La comparaison des tailles d'aile est particulièrement instructive dans ce groupe où l'on trouve à la fois les meilleurs voiliers du monde avien et des oiseaux complètement inaptes au vol.

La mesure de la longueur d'aile qui est la donnée la plus classique, permet déjà de situer les différents groupes d'oiseaux de mer, mais il faut la pondérer en tenant compte du poids de l'animal, pour que les différences constatées prennent tout leur sens. Sur la figure 2, on peut voir que les Frégatidés (droite de régression n° 1) ont le meilleur rapport longueur de l'aile / poids du corps, alors que les manchots (n° 5) ont le plus mauvais, ce qui n'est pas surprenant. Entre ces deux extrêmes, les différents groupes s'étagent d'une manière qui correspond bien à notre expérience du terrain : Lariformes (n° 2), Procellariiformes (sauf Pélécanoïdés) + Phaethontidés + Sulidés (n° 3), Alciformes + Pélécanoïdés + Phalacrocoracidés (n° 4).

Il faut noter que la dispersion des points est faible et les coefficients de corrélation forts ( $r = 0,93$ ,  $n = 5$  pour la droite 1 ;  $r = 0,97$ ,  $n = 45$  pour la droite 2 ;  $r = 0,98$ ,  $n = 88$  pour la droite 3 ;  $r = 0,98$ ,  $n = 39$  pour la droite 4 ;  $r = 0,97$ ,  $n = 12$  pour la droite 5). Par la droite 4, on peut voir combien les pétrels-plongeurs (Pélécanoïdés) ne sont pas seulement les équivalents écologiques supposés des pingouins ou Alciformes. Sur le plan du rapport longueur d'aile / poids du corps, ils se confondent avec eux et il n'est que de regarder un Pétrel-plongeur (*Pelecanoides magellani*, par exemple) pour constater combien la ressemblance est troublante avec un Mergule nain (*Alle alle*), pourtant non étroitement apparenté (fig. 4 à gauche).

Revenant à la figure 2 et à la droite n° 4, il faut noter deux points aberrants, puisque éloignés de la droite de régression. L'un correspond au Cormoran aptère (*Phalacrocorax harrisi*) des Galapagos et l'autre au Grand Pingouin (*Pinguinus impennis*) aujourd'hui disparu. Il est compréhensible que les rapports longueur de l'aile / poids du corps soient dans ces deux cas si proches de la droite 5 des manchots, puisqu'il s'agit de deux espèces devenues inaptes au vol.

Le large fossé qui sépare les droites 4 et 5 est sans doute dû au fait qu'il existe un seuil critique de portance en dessous duquel le

vol n'est plus possible. Passé ce cap, qui doit se situer très près de la droite 4, le poids du corps peut augmenter notablement, car il n'y a même plus de compromis possible entre aptitude au vol et à la nage, comme doivent le faire pingouins, cormorans ou pétrels-plongeurs.

Si l'on n'utilise plus la longueur mais la surface des ailes (fig. 3), le nombre des données s'appauvrit, car ces mesures n'étant pas « classiques », la compilation de la littérature ajoute moins d'éléments aux nôtres. Par contre, les renseignements fournis sont plus proches de la réalité. Le groupe des manchots (4) et des meilleurs voiliers (1, 2) restent à peu près identiques. Le groupe des Phalacrocoracidae se rapproche de l'ensemble des oiseaux bons voiliers.

Les pingouins (Alciformes) et les pétrels-plongeurs (Pélécanoïdés) se trouvent à nouveau en position intermédiaire.

Lorsque ces oiseaux plongeurs nagent entre deux eaux, ils

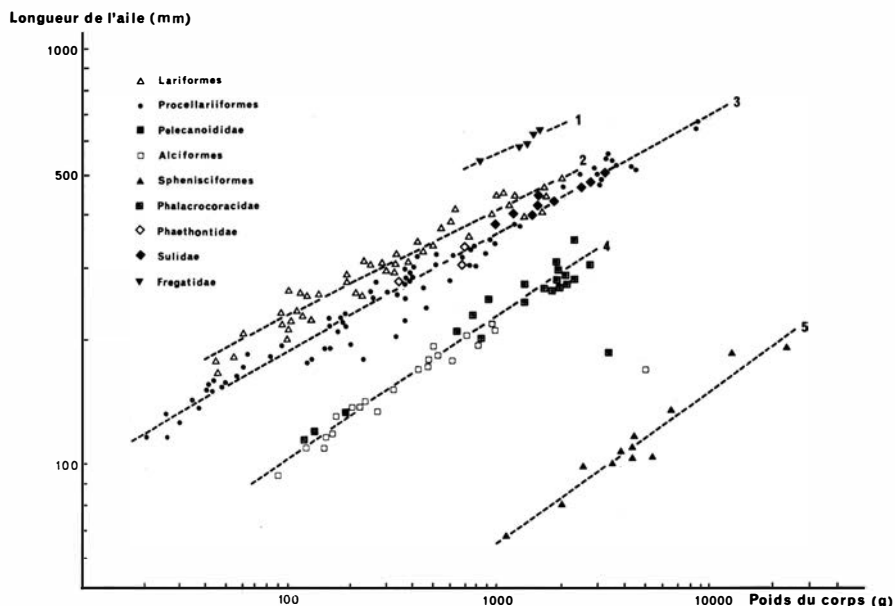


Figure 2. — Longueur de l'aile en fonction du poids du corps chez les différents ordres ou familles d'oiseaux de mer (1. Frégatidés  $y = 104,746 \times 0,244$  ; 2. Lariformes  $y = 70,331 \times 0,255$  ; 3. Procellariiformes + Phaethontidés + Sulidés  $y = 50,140 \times 0,285$  ; 4. Alciformes + Pélécanoïdés + Phalacrocoracidae  $y = 21,147 \times 0,344$  ; 5. Sphénisciformes  $y = 5,379 \times 0,361$ ). Les droites de régression obtenues chez les Procellariiformes, les Phaethontidés et les Sulidés, comparées entre elles par la méthode de Snedecor et trouvées significativement semblables, ont été regroupées en une droite unique. Il en a été de même pour les droites de régression obtenues chez les Alciformes, les Pélécanoïdés et les Phalacrocoracidae.



replient en partie les ailes contre le corps et n'utilisent environ que 40 % de la surface alaire qu'ils déploieraient en vol (Fig. 3). Pour chaque espèce mesurée, il nous a donc paru nécessaire de distinguer la surface alaire en vol (3 a) et en plongée (3 b). Comme on peut le constater, la droite de régression 3 b se situe à mi-chemin entre celle des manchots (4) et celle des mêmes pingouins et pétrels-plongeurs en vol (3 a). Sous l'eau, les oiseaux plongeurs qui utilisent leurs membres antérieurs pour se déplacer, réduisent la surface alaire, vraisemblablement pour l'adapter au coefficient de viscosité de l'eau qui est plus élevé que celui de l'air. Par ce mécanisme simple, les Alciformes et Pélécánoidés peuvent passer d'un type de déplacement aérien à un mode de propulsion aquatique, ce qui les rapproche davantage des oiseaux strictement nageurs. Moyennant quoi, ils sont défavorisés pour le vol par rapport aux bons voiliers, parce que leurs ailes sont trop courtes, et défavorisés

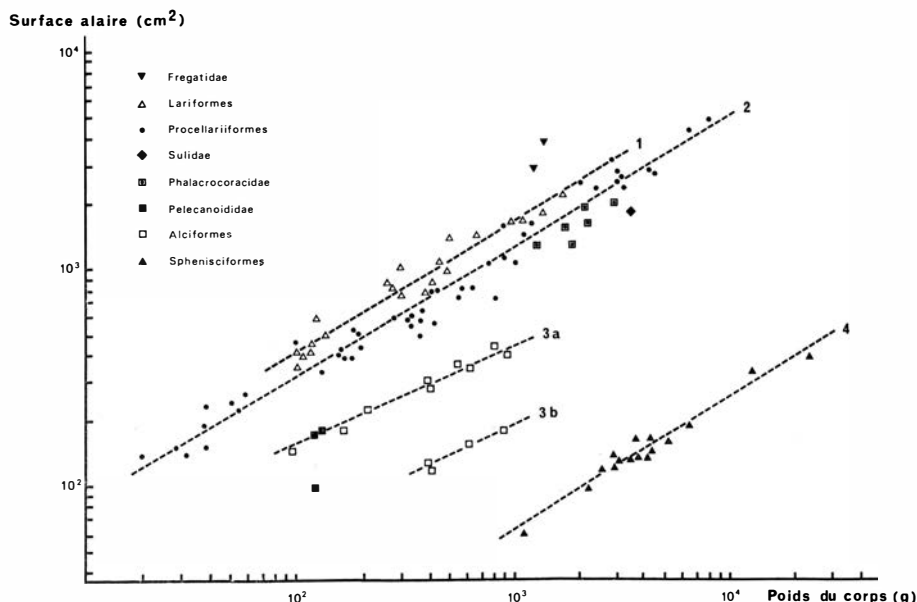


Figure 3. — La surface alaire en fonction du poids corporel.

1. - Lariformes

$$y = 29,587 \times 0,580 \quad n = 22 ; r = 0,97$$

2. - Procellariiformes (sauf Pélécánoidés)

$$y = 20,931 \times 0,590 \quad n = 50 ; r = 0,98$$

3a. - Alciformes (ailes étendues en position de vol)

$$y = 11,503 \times 0,532 \quad n = 9 ; r = 0,96$$

3b. - Alciformes (ailes repliées en position de nage)

$$y = 5,622 \times 0,505 \quad n = 4 ; r = 0,98$$

4. - Sphénisciformes

$$y = 1,115 \times 0,587 \quad n = 16 ; r = 0,97$$

encore pour la nage par rapport aux bons nageurs, parce qu'elles sont trop longues, même quand elles sont partiellement repliées.

Effectuer le rapport d'un carré (la surface alaire) sur un cube (le poids) n'a en fait pas grande signification. Il est possible d'obtenir un indice alaire rendant mieux compte des facultés voilières des oiseaux en divisant la racine carrée de la surface alaire par la racine cubique du poids (Hartman, 1961). Le tableau III passe en revue les différents ordres et familles envisagés ici ; il résume le

TABLEAU III  
*Les capacités voilières des différents groupes.*

	POIDS CORPOREL (g)	LONGUEUR DE L'AILE (mm)	SURFACE ALAIRES (cm <sup>2</sup> )	ASPECT- RATIO	INDICE DE HARTMAN
Lariformes	484 ± 484 45-2000 (53)	307,9 ± 74,9 165-485 (90)	1012 ± 533 356-2182 (22)	3,560 ± 0,485 2,839-4,690 (16)	4,226 ± 0,291 3,781-4,790 (22)
Alciformes	616 ± 990 90-5000 (22)	155,9 ± 34,7 95-217 (23)	311 ± 115* 140-406 (9) 145 ± 25** 120-180 (4)	3,162 ± 0,365 2,621-3,551 (4)	2,347 ± 0,138* 2,065-2,524 (9) 1,463 ± 0,053** 1,376-1,520 (4)
Sphénisciformes	5653 ± 6181 1100-27500 (16)	116,7 ± 35,5 67-191 (12)	163 ± 82 60-392 (16)	3,294 ± 0,393 2,750-4,140 (12)	0,760 ± 0,043 0,656-0,840 (16)
Pélécanoïdés	152 ± 35 120-200 (3)	124,6 ± 8,1 114-136 (4)	183 (2)* 174-191 105 (1)**	2,926 (1)	2,763 (2)* 2,694-2,831 2,097 (1)**
Procellariiformes	1015 ± 1689 20-8750 (76)	288,6 ± 129,8 116-668 (87)	1180 ± 1148 137-4963 (50)	3,737 ± 0,837 2,308-5,579 (13)	3,666 ± 0,363 2,880-4,672 (50)
Phaethontidés	586 ± 170 347-715 (3)	303,3 ± 25,3 273-335 (3)			
Sulidés	1834 ± 682 930-3090 (9)	437,2 ± 39,0 380-500 (9)	1798 (1)	4,324 (1)	2,793 (1)
Frégatidés	1286 ± 258 805-1525 (5)	596,8 ± 36,0 541-642 (5)	3327 (2) 2786-3867	4,030 (1)	5,190 (2) 4,900-5,480
Phalacrocoracidés	1775 ± 720 638-3336 (18)	266,5 ± 37,0 186-347 (29)	1653 ± 312 1281-2120 (6)	2,577 ± 0,203 2,255-2,860 (5)	3,191 ± 0,214 2,907-3,500 (6)

\* ailes étendues (position de vol)

\*\* ailes partiellement repliées (position de nage)

tableau général par espèces qui est donné en annexe (Annexe I). Les frégates sont évidemment les meilleurs voiliers avec une moyenne de 5,19 ; elles sont suivies par les Lariformes (4,23), les Procellariiformes (3,66), les Phalacrocoracidés (3,19), les Sulidés (2,79), les Pélécanoïdés (2,76) et les Alciformes (2,34), puis en position de nage, à nouveau les Pélécanoïdés (2,09) et les Alciformes (1,46), enfin les Sphénisciformes (0,76). Il existe donc tout un continuum occupé par les différents groupes d'oiseaux de mer. Ces aptitudes diverses au vol, à la plongée ou aux deux modes de locomotion sont en relation directe avec le mode de vie des espèces et donc le partage des ressources entre les groupes et à l'intérieur de chaque groupe.

### III. — ADAPTATIONS ETHOLOGIQUES

#### 3.1. — LE CARACTÈRE ADAPTATIF DES COLORATIONS

**ŒUFS ET POUSSINS.** — Si les adaptations morphologiques sont les plus évidentes et attirent les premières l'attention, les adaptations comportementales sont au moins aussi fréquentes. Nous allons envisager les colorations et leur aspect adaptatif, en commençant par les œufs.

L'œuf de Guillemot (*Uria aalge*) est bien connu pour son aspect pyriforme qui l'empêche de tomber des étroites corniches rocheuses sur lesquelles il est pondu. De plus, Tschanz (1968) a montré que les taches qui le recouvrent permettent aux couveurs nidifiant côte à côte de reconnaître leur œuf.

Sur un plan général, la coloration est nettement liée au risque potentiel de prédation. Les Sphénisciformes, Procellariiformes et Pélécaniformes, qui nidifient le plus souvent en colonies sur des îles ou des côtes difficiles d'accès, possèdent des œufs de coloration uniforme, généralement blanchâtres. En revanche, les Lariformes arrivent à se maintenir sur les plages, les marais et les côtes basses des continents bien qu'ils nidifient tous à l'air libre. Il est difficile de nier que la coloration brune et tachetée des œufs de ce groupe contribue à leur camouflage. Les cris d'alarme des adultes, les manœuvres de diversion des parents et, lors de l'éclosion, le rejet des coquilles brisées qui seraient susceptibles d'attirer l'attention sur les poussins (Tinbergen, 1963, 1967) s'insèrent dans une stratégie globale de défense contre les prédateurs.

Le cas des Alciformes est moins évident que le précédent, mais il est intéressant par le fait qu'une partie des espèces nidifie dans des terriers ou dans des secteurs à l'abri de la prédation, alors qu'une autre partie y est soumise. Or, la plupart des œufs des espèces du premier groupe sont blanchâtres, alors que ceux du second groupe sont tachetés.

Les colorations des poussins viennent aussi à l'appui de cette interprétation, car le seul groupe où presque tous se confondent avec le substrat est celui des Lariformes. D'ailleurs, l'immobilité du poussin, qui répond aux cris d'alarme des adultes, rend son repérage encore plus difficile. Chez les Sphénisciformes ou les Procellariiformes par contre, les poussins présentent souvent une coloration voisine de celle de l'adulte, c'est-à-dire sombre sur le dos et blanche sur le ventre, ce qui n'a rien d'une coloration « cryptique », du moins à terre.

**IMMATURES ET ADULTES.** — La coloration des adultes est particulièrement instructive car c'est sur eux que s'exerce le plus constamment la pression de prédation. Nous nous intéresserons à nouveau surtout aux groupes des pingouins, manchots et pétrels-plongeurs, car ils possèdent à peu près le même mode de vie tout

en faisant partie d'ordres différents. Ils permettent ainsi de déceler facilement les convergences et donc les adaptations au milieu.

Tout d'abord, presque toutes les espèces (37 sur 43, cf. tableau IV) présentent un fort contraste entre leur « dos noir » et leur « ventre blanc », contraste rare chez les oiseaux bons voiliers. Il est admis que cette coloration contrastée à terre devient « cryptique » en mer, puisque le dos, vu de dessus, se confond avec le fond sombre de l'océan alors que le ventre, vu de dessous, est aussi clair que l'interface eau-atmosphère. Il y a donc avantage pour l'animal à porter cette livrée qu'il soit proie, prédateur ou les deux à la fois.

En examinant de plus près les exceptions au tableau IV signalées précédemment chez les pingouins, il apparaît que les trois espèces du genre *Cephus* et *Lunda cirrhata* ne sont noirs sur le ventre que pendant la reproduction, c'est-à-dire lorsqu'ils se nourrissent à quelques mètres du rivage. En période hivernale, lorsqu'ils vont en pleine mer, leur ventre s'éclaircit comme chez les autres espèces (cf. fig. 4). Les deux *Brachyramphus* qui sont représentés sur la même figure font de même en hiver. En été, leur plumage tacheté constitue vraisemblablement un camouflage, car ils sont les seuls pingouins à se reproduire isolément et à l'intérieur des terres.

Ainsi, en hiver du moins, tous les oiseaux de ces trois ordres sont sombres sur le dos et clairs sur le ventre. Alors qu'en été, c'est-à-dire pendant la reproduction, nous venons de voir que quelques espèces de pingouins prenaient une livrée moins « cryptique » donc apparemment moins adaptée. En été, la propagation de l'espèce impose des contraintes supplémentaires : guère différenciables en hiver, ces oiseaux le deviennent pendant la reproduction grâce à une profusion d'ornements extraordinaires. Sur le tableau IV, on voit d'une part (colonnes 17 à 19) que ces ornements disparaissent en hiver chez les pingouins et, d'autre part, (colonnes 6, 7 et 13), que ces caractères spécifiques se trouvent généralement dans la partie supérieure du corps. Or, c'est cette zone qui reste visible, car émergée lorsque les oiseaux font surface. Ceci laisse supposer que ces marques spécifiques n'ont pas seulement un rôle à terre, mais aussi une fonction dans le regroupement en mer. Ces dessins, aigrettes et colorations céphaliques se retrouvent chez les Alciformes et les Sphénisciformes, ainsi que chez des oiseaux au mode de vie voisin comme les plongeurs et les grèbes. Ce qui paraît le plus remarquable, c'est que les mêmes solutions soient apparues parallèlement chez les pingouins et les manchots. Sur la figure 5, nous avons représenté en vis-à-vis les têtes des oiseaux des deux groupes. En haut à gauche, ont été représentées quelques variations autour du thème des dessins noirs et blancs : six espèces de pingouins font face à cinq espèces de manchots. En bas à gauche, ont été figurés des exemples de manchots et de pingouins à « aigrettes ».

Nous n'avons pas illustré les distinctions entre espèces basées

# TABLEAU IV

## Détail des colorations chez les Alcidés, Sphéniscidés et Pélécanoididés.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28
<u>Uria aalge</u>	+		+		+												+					+						
<u>Uria lomvia</u>	+		+		+												+					+						
<u>Alca torda</u>	+		+		+	+	+										+							+				
<u>Pinguinus impennis</u>			+		+	+											+											
<u>Cephus grylle</u>		+		+					+	+							+							+	+			
<u>Cephus columba</u>		+		+					+	+							+						+					
<u>Cephus carbo</u>		+		+			+		+										+				+		+			
<u>Brachyramphus marmoratus</u>				+	+	+											+						+					
<u>Brachyramphus brevirostris</u>		+		+	+												+											
<u>Endomychura hypoleuca</u>	+		+						+												+		+	+				
<u>Endomychura craveri</u>	+		+						+												+		+	+				
<u>Synthliboramphus antiquus</u>	+		+			+						+					+	+					+					
<u>Synthliboramphus wumizusume</u>	+		+			+						+					+	+					+					
<u>Alle alle</u>		+	+				+										+		+				+	+				
<u>Ptychoramphus aleuticus</u>	+		+			+	+														+		+	+				
<u>Aethia cristatella</u>		+	+			+	+						+				+	+									+	
<u>Aethia pygmaea</u>		+				+							+						+				+				+	
<u>Aethia pusilla</u>		+	+			+								+					+	+			+				+	
<u>Cyclorhynchus psittacula</u>	+		+			+							+						+	+			+					
<u>Cerorhinca monocerata</u>		+	+			+							+						+	+			+					
<u>Fratercula arctica</u>	+		+			+	+										+	+					+	+				
<u>Fratercula corniculata</u>	+		+			+	+										+	+					+	+				
<u>Lunda cirrhata</u>	+			+		+	+						+				+	+	+				+	+	+			
<u>Aptenodytes patagonicus</u>		+	+			+															+				+			
<u>Aptenodytes forsteri</u>		+	+			+															+				+			
<u>Pygoscelis papua</u>	+		+			+															+						+	
<u>Pygoscelis adeliae</u>	+		+			+															+						+	
<u>Pygoscelis antarctica</u>	+		+			+															+						+	
<u>Eudyptes chrysocome</u>	+		+										+								+				+	+		
<u>Eudyptes pachyrhynchus</u>	+		+			+							+								+				+	+		
<u>Eudyptes robustus</u>	+		+										+								+				+	+		
<u>Eudyptes sclateri</u>	+		+										+								+				+	+		
<u>Eudyptes chrysolophus</u>	+		+										+								+				+	+		
<u>Megadyptes antipodes</u>	+		+			+															+				+	+		
<u>Eudyptula minor</u>	+		+											+							+		+	+				
<u>Spheniscus demersus</u>		+	+			+															+						+	
<u>Spheniscus humboldti</u>		+	+			+															+						+	
<u>Spheniscus magellanicus</u>		+	+			+															+						+	
<u>Spheniscus mendiculus</u>		+	+			+															+						+	+
<u>Pelecanoides garnotii</u>		+	+			+							+								+		+	+				
<u>Pelecanoides magellani</u>		+	+			+					+										+						+	
<u>Pelecanoides georgicus</u>		+	+			+															+		+	+				
<u>Pelecanoides urinator</u>		+	+			+			+												+		+	+				

Coloration du poussin : 1 - face dorsale  $\neq$  face ventrale, 2 - uniforme. Coloration de l'adulte (en été) : 3 - face dorsale  $\neq$  face ventrale, 4 - uniforme. Caractères spécifiques (adulte en été) : 5 - coloration générale, 6 - coloration ou dessin de la tête et du cou, 7 - forme et/ou coloration du bec, 8 - coloration de la poitrine, 9 - coloration de la patte, 10 - coloration du dessous de l'aile, 11 - présence d'un miroir alaire, 12 - coloration de la face dorsale, 13 - présence d'aigrettes, 14 - taille, 15 - néant. Différences entre l'adulte en hiver et l'adulte en été : 16 - coloration générale, 17 - coloration de la tête, 18 - coloration et ornementation du bec, 19 - absence ou réduction des aigrettes, 20 - coloration de la face ventrale, 21 - néant. Différences entre immatures et adultes : 22 - semblable à l'adulte en hiver, 23 - semblable à l'adulte en été, 24 - dimensions et colorations du bec, 25 - colorations estompées, 26 - absence ou réduction de l'ornementation, 27 - dessin caractéristique absent, 28 - menton différemment coloré.

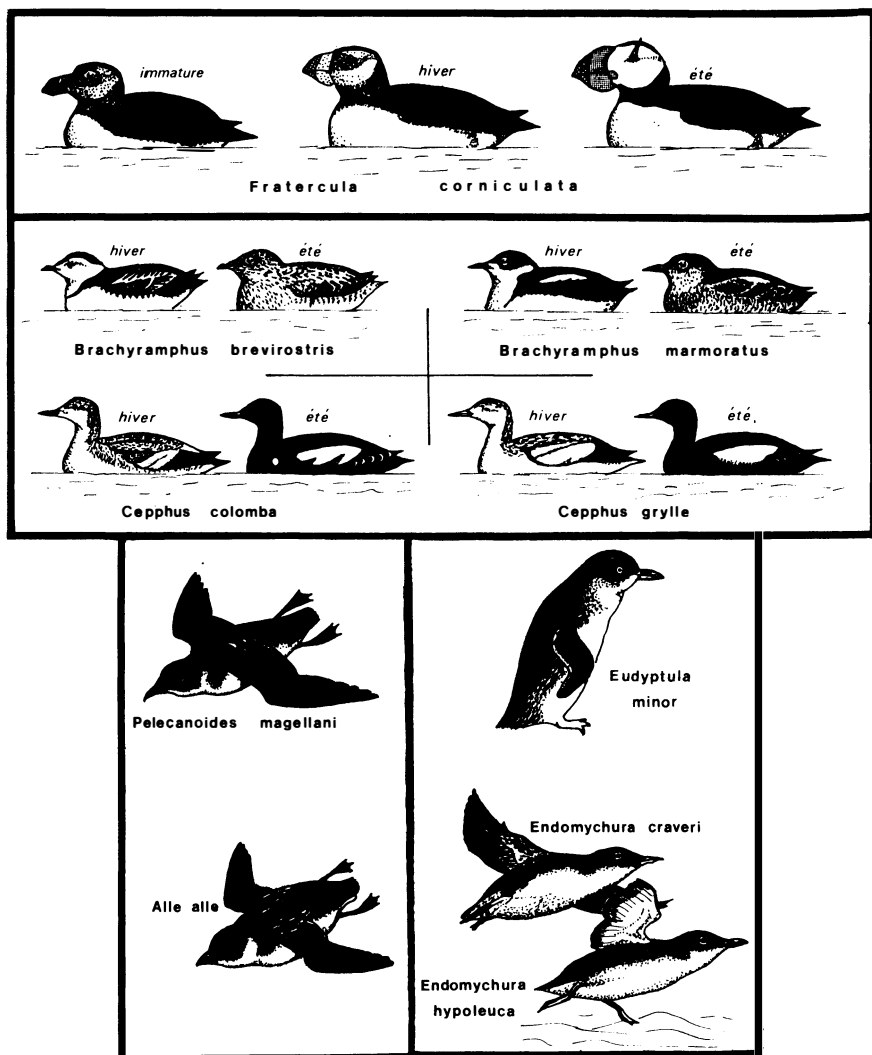


Figure 4. — En bas à gauche, convergence entre Pétrel-plongeur (*Pelecanoides magellani*) et Mergule nain (*Alle alle*) n'appartenant pas au même ordre mais possédant un mode de vie similaire. En haut, les trois phases du plumage des Pingouins ; au milieu, quatre espèces au plumage aberrant en été (pas d'opposition entre dos sombre et ventre clair). En bas à droite, un Manchot et deux Pingouins nocturnes dépourvus de coloration caractéristique.

sur les colorations, mais elles existent aussi, à la fois chez les pingouins et les manchots. En revanche, les pétrels-plongeurs, (cf. fig. 4 en bas à gauche), une espèce de manchot (*Eudyptula minor*) et certains pingouins (cf. fig. 4 en bas à droite) sont quasiment dépourvus de caractères d'identification spécifiques. Or, il se trouve que ces différentes espèces ont en commun d'avoir une activité nocturne (cf. tableau I), de nicher dans des terriers et parfois, de se subdiviser en races géographiques. La confusion entre espèces a, de ce fait, peu de chances de se produire, et les caractères visuels d'identification spécifique sont donc inutiles.

Toutes ces ornements nous avons passés rapidement en revue remplissent en effet une fonction biologique majeure en évitant l'hybridation entre espèces sympatriques. Comme le chant, elles constituent des mécanismes d'isolement sexuel et leur importance lors de la formation des couples a été prouvée expérimentalement chez trois espèces de manchots, deux à aigrettes, *Eudyptes chrysocome* et *E. chrysolophus*, et une à coloration céphalique, *Aptenodytes patagonicus* (Jouventin et Weimerskirch, à paraître).

Comme cela a été montré pour le Macareux cornu (*Fratercula corniculata*) à la figure 4, la livrée d'hiver est surtout un camouflé de haute mer et en été, les caractères spécifiques apparaissent, favorisant la formation des couples. Il s'y ajoute une livrée d'immaturité sexuelle qui se confond pour la plupart des espèces (tableau IV, colonne 22) avec le plumage hivernal et qui semble empêcher les oiseaux trop jeunes de s'accoupler lorsqu'il leur arrive de fréquenter les colonies de reproduction. Sur la figure 5 on peut voir que la livrée « immature », chez les pingouins comme chez les manchots, consiste avant tout en la disparition des caractères spécifiques (ici, dessins noir-blanc ou aigrettes). A la colonne 23 du tableau IV, quelques exceptions apparaissent : certains immatures ressemblent aux adultes en été. Ces exceptions ne sont qu'apparentes car, hormis *Alle alle* (1), il s'agit d'oiseaux strictement nocturnes (cf. tableau I) chez lesquels la distinction spécifique ne se fait probablement pas par la vue, mais « à l'oreille ».

Chez les oiseaux des autres groupes, le phénomène est plus complexe, car les couleurs et dessins spécifiques, qui étaient limités, chez les manchots, à la région céphalique et s'étendaient jusqu'aux ailes chez les pingouins, sont maintenant répartis sur tout le corps. Les Sulidés et les Laridés vont même jusqu'à se distinguer par la couleur de leurs pattes. Il n'en reste pas moins que les zones les plus importantes restent la tête et les ailes chez la plupart des espèces. La famille des Procellariidés, qui comprend une majorité d'espèces nocturnes, est remarquable par sa quasi-absence de « patterns » d'identification.

---

(1) Oiseau aussi diurne que nocturne.

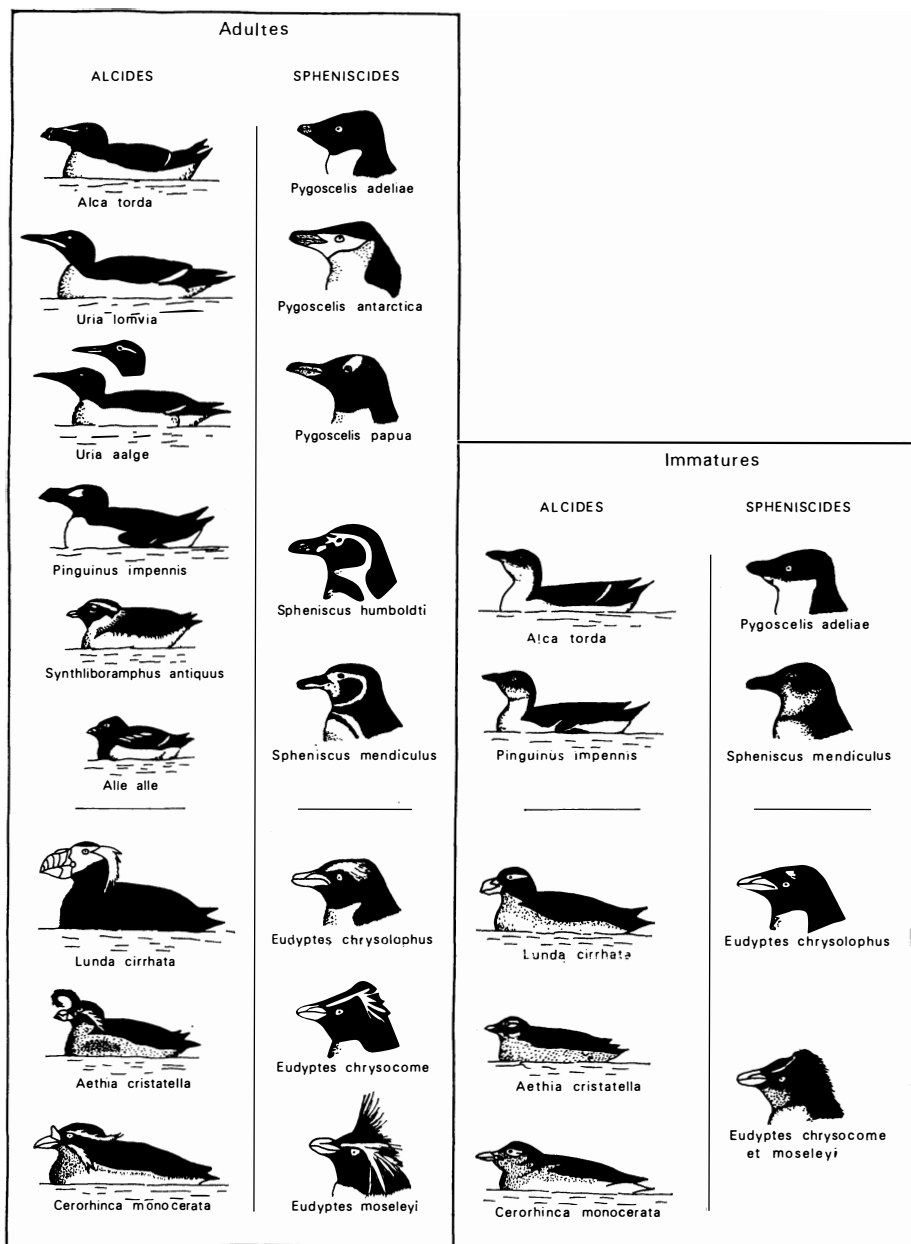


Figure 5. — Deux systèmes convergents de caractères spécifiques chez les oiseaux plongeurs adultes. Le premier en haut est basé sur le dessin noir-blanc, chez les pingouins à gauche et les manchots à droite. Le deuxième, en bas, est basé sur des plumes colorées ou aigrettes chez des pingouins à gauche, des manchots à droite. Complètement à droite, sont représentés les immatures qui ne possèdent pas ces caractères spécifiques, aussi bien chez les pingouins à gauche que chez les manchots à droite.



### 3.2. — LE CARACTÈRE ADAPTATIF DES POSTURES

Les parades nuptiales ont été tout d'abord considérées comme des fantaisies de la nature. Puis, l'école objectiviste montra que les attitudes ritualisées qui composent ces parades sont le reflet des parentés phylogénétiques. La systématique des Anatidés, des Columbides, puis de nombreux autres groupes zoologiques fut précisée par ce moyen.

Il serait, semble-t-il, aujourd'hui nécessaire de dépasser ce point de vue ou plutôt de le tempérer — en se rendant compte que les attitudes ritualisées ont souvent aussi une valeur très fonctionnelle et adaptative. Des convergences peuvent apparaître et rendre douteuses certaines classifications fondées uniquement sur ce principe, comme ce fut justement le cas pour les oiseaux de mer (Van Tets, 1965).

Ce problème a déjà été abordé ailleurs (Jouventin, 1978 et sous presse) et nous ne ferons que l'effleurer ici en prenant un exemple. Certaines attitudes, qui font partie de la parade nuptiale, comme la position dite « extatique » (oiseau dressé, bec levé au ciel, ailes parfois agitées) sont spectaculaires. Dans la plupart des espèces où cette posture existe, elle est effectuée par des mâles célibataires, propriétaires d'un nid et cherchant à s'accoupler. Au milieu d'une colonie de couveurs, il est facile à une femelle disponible de les repérer. Cette posture existe chez les Sphéniscidés, les Diomédéidés, les Sulidés, les Pélécanidés et les Phalacrocoracidés, familles dont certaines ne sont que très lointainement apparentées, mais qui présentent un même mode de nidification en colonies denses. Par contre, elle n'existe pas chez certaines espèces de ces groupes. La présence de la position extatique doit donc moins être considérée comme un indice de parenté que comme une adaptation à la signalisation optique, apparue parallèlement dans plusieurs groupes, au même titre mais pour d'autres raisons que l'ornementation céphalique des pingouins et des manchots.

### 3.3. — LE CARACTÈRE ADAPTATIF DES CHANTS

La forme physique du signal acoustique est généralement adaptée à l'ambiance sonore dans laquelle il est propagé. Par exemple, le cri aigu, bref et répétitif de la plupart des Lariformes se détache particulièrement bien sur le bruit de fond sourd et monotone des vagues. Entre espèces même, les signaux spécifiques doivent se distinguer les uns des autres, comme c'est particulièrement le cas chez les Procellariidés nocturnes sympatriques. Nous avons publié ailleurs (Jouventin, 1978, Jouventin, Guillotin et Cornet, 1979 et Jouventin, sous presse) l'analyse fine du chant de différentes espèces de manchots. Le cas du Manchot empereur est particulièrement intéressant pour l'étude acoustique des adaptations car, cet oiseau ne possédant pas de nid, donc aucun repère spatial pour les partenaires d'un couple, il émet un chant haché (très

découpé et s'étendant sur une large bande de fréquence), ce qui est l'idéal pour la localisation acoustique du chanteur. De plus, la succession des bruits et des silences constitue un code indiquant — même à l'oreille humaine — le sexe et l'individualité de chaque Manchot empereur (Jouventin, 1972). Ce type haché de chant (qui se traduit souvent par un croassement) n'a rien d'exceptionnel puisqu'il est le plus fréquent parmi les oiseaux de mer. Avec moins de complexité, on retrouve les mêmes caractères dans le chant de plusieurs espèces appartenant à d'autres familles, comme les fous ou les petits albatros. En fait, malgré la sonorité disgracieuse pour notre oreille de leur cri, les oiseaux de mer constituent un excellent matériel pour l'étude de la reconnaissance acoustique individuelle : vivant en colonies denses et ne se distinguant pas, semble-t-il, par la vue, comme nous l'avons prouvé pour plusieurs espèces, leur chant est le support de leur identité.

Cette reconnaissance individuelle ne se limite pas aux adultes. Lorsque des confusions sont possibles entre poussins, les parents, qui ne nourrissent que leur progéniture, distinguent le chant de leur jeune de celui des autres. A nouveau, il y a eu convergence entre les manchots à nidification épigée et les pingouins qui, comme les guillemots, élèvent leur jeune par groupes sur des corniches rocheuses : le chant de chaque poussin est caractéristique et permet aux parents de ne nourrir que leur progéniture. Dans les deux cas, il s'agit d'un sifflement modulé différemment selon les individus, mais toujours de la même manière par le même poussin. Chez les espèces de manchots possédant un nid, cette individualisation du chant n'apparaît que lorsque les jeunes commencent à s'éloigner du territoire parental (Jouventin et Roux, 1979). Chez le Manchot empereur qui, puisqu'il n'a pas de nid, court dès l'éclosion le risque de perdre son poussin, ce dernier possède un chant caractéristique dès sa sortie de l'œuf (Jouventin, Guillotin et Cornet, 1979).

#### IV. — ADAPTATIONS DEMOGRAPHIQUES

Nous avons résumé dans l'annexe II, les données actuellement disponibles sur les oiseaux marins. Certaines nous paraissent malheureusement peu fiables, car elles traduisent plus souvent les conditions particulières d'une localité plutôt que les caractéristiques d'une espèce. Des études comme celles effectuées sur *Diomedea epomophora* ou beaucoup de Laridés et de Sulidés, rendent compte d'une situation florissante. Bien d'autres, en particulier chez les Procellariiformes, ne sont que le reflet d'une population en voie de disparition. Aussi n'examinerons-nous pas en détail ces données, mais tâcherons-nous plutôt d'en extraire quelques grandes tendances.

A des degrés divers, les oiseaux de mer se caractérisent par une fécondité faible. Procellariiformes, Phaethontidés et Frégatidés ne pondent qu'un œuf. Sulidés, Alcidés et Sphéniscidés en pondent un ou deux, les Lariformes plus prolifiques 2,3 en moyenne et les Cormorans 3,2 (cf. tableau V, deuxième ligne). C'est peu par rapport aux oiseaux terrestres, surtout lorsqu'on sait que certains manchots, albatros et probablement frégates ne se reproduisent pas tous les ans. Le taux de mortalité au cours de la première année de vie est assez fort, avant de diminuer dès la fin de cette première année. A l'âge adulte, il peut se maintenir autour de 5 % par an ensuite (3,5 % pour *Diomedea exulans* d'après Barrat, Barré et Mougin, 1976 ; 4 % pour *Macronectes giganteus* d'après Mougin, 1975 ; 3,1 % pour *Fulmarus glacialis* d'après Dunnet et Ollason, 1978 ; 5,3 % pour *Pagodroma nivea* d'après Guillotin et Jouventin, 1980). La longévité est exceptionnellement élevée, ce qui compense la faible natalité. En un mot, les oiseaux de mer sont de parfaits stratèges K.

Comment expliquer cette tendance générale ? Le milieu océanique est peu changeant et ses ressources alimentaires sont généralement prévisibles. Tout ceci autorise donc des stratégies à long terme. En milieu terrestre, le meilleur équivalent des oiseaux de mer serait peut-être le groupe des vautours qui, eux aussi, patrouillent d'immenses étendues et sont de remarquables stratèges K. D'ailleurs, les Procellariiformes, presque tous pélagiques, donc les moins dépendants de la fluctuation des ressources, sont aussi les stratèges K les plus extrêmes. Par exemple, le Grand Albatros (*Diomedea exulans*) niche pour la première fois en moyenne à 9 ans passés ; il a une espérance de vie, à l'âge de 2 ans, de près de trente années, et ne se reproduit qu'un an sur deux. Par contre, les Laridés ou plus encore les Phalacrocoracidés qui, côtiers, sont plus exposés à des variations locales d'abondance des ressources alimentaires, sont « les moins K » des oiseaux de mer. Nous n'avons pas parlé de la famille des Chionididés car il ne s'agit pas de véritables oiseaux marins. Ses deux espèces se nourrissent parmi les colonies d'oiseaux de mer de cadavres, d'œufs, de régurgitats tombés, d'algues, d'insectes. *Chionis minor*, par exemple, pond jusqu'à 5 œufs et élève jusqu'à 4 poussins (Jouventin et Weimerskirch, à paraître) ce qui le rapproche nettement des oiseaux terrestres à stratégie r.

A ce niveau de l'étude, il serait déjà possible de faire apparaître le lien qui unit les capacités voilières (c'est-à-dire les indices alaires calculés auparavant) et les stratégies démographiques de chaque espèce et famille. Nous allons pourtant poursuivre notre analyse pour intégrer d'autres données et aboutir à une synthèse plus large.

TABLEAU  
*Température centrale et biologie de l*

	LARIFORMES	ALCIFORMES	SPHENISCIFORME
1 - Température centrale (°C)	41,0 ± 0,6 40, 0-42, 3 (18)	39,9 ± 0,4 39, 1-40, 6 (12)	38,0 ± 0,9 36, 2-39, 0 (7)
2 - Nombre d'oeufs pondus par an	2,2 ± 0,8 1-3 (46)	1,3 ± 0,4 1-2 (23)	1,9 ± 0,4 1-2 (15)
3 - Poids de l'oeuf (g)	55,1 ± 30,5 7, 7-111, 6 (23)	75,3 ± 95,5 17-463 (20)	158,1 ± 108,8 55-445 (12)
4 - Rapport du poids de l'oeuf au poids de l'adulte (%)	13,0 ± 4,5 6, 2-21, 4 (22)	14,9 ± 4,4 9, 3-23, 7 (20)	3,0 ± 1,0 1, 6-4, 7 (12)
5 - Durée des périodes d'incubation (jours)	0,9 ± 1,1 0, 08-3, 5 (12)	1,0 ± 0,9 0, 37-3, 0 (9)	11,4 ± 16,6 0, 7-64, 0 (12)
6 - Durée de l'incubation (jours)	24,9 ± 5,3 18-36 (42)	33,5 ± 6,2 22-44 (16)	39,9 ± 8,2 33-63 (15)
7 - Durée de l'élevage au nid du poussin (jours)	37,8 ± 12,1 16-70 (30)	34,7 ± 8,0 21-51 (13)	97,5 ± 71,5 51-345 (15)
8 - Rapport du poids du poussin à l'envol au poids de l'adulte (%)	84,1 ± 12,2 64-100 (11)	63,5 ± 26,4 15-95 (15)	79,7 ± 13,5 46-105 (13)
9 - Nombre de nourrissages du poussin par jour	5,4 ± 3,4 0, 7-11, 0 (8)	5,6 ± 4,4 2, 0-16, 2 (9)	1,0 ± 0,5 0, 102-2, 0 (10)
10 - Poids du contenu stomacal (en pourcentage du poids de l'adulte)	4,6 ± 3,3 2, 2-9, 2 (3)	5,7 ± 4,5 0, 5-16, 4 (9)	11,3 ± 1,7 9, 9-14, 2 (4)
11 - Alimentation consommée chaque jour par le poussin (pourcentage du poids de l'adulte)	26,6 ± 12,5 11, 1-41, 7 (3)	17,3 ± 13,7 3, 1-45, 6 (8)	12,5 ± 8,2 0, 01-24, 1 (5)
12 - Amaigrissement possible de l'adulte (en pourcentage de son poids maximum)	10,8 (2) 6, 6-15, 0	9,2 ± 3,4 5-15 (9)	38,6 ± 8,4 22-50 (10)

## V. — ADAPTATIONS REPRODUCTRICES

Cet aspect a déjà été magistralement traité par Lack, puisqu'il occupe trois chapitres de son livre de 1968. Nous nous contenterons d'actualiser ses données et de préciser certains points.

**POIDS DE L'ŒUF.** — Sur le tableau V, à la troisième ligne, sont donnés les poids moyens des œufs de différents groupes d'oiseaux de mer. Le détail par espèce peut être retrouvé dans l'annexe III. Dans l'absolu, ce sont les Sphénisciformes qui pondent les plus gros œufs et les Pélécánoididés qui pondent les plus petits. Mais il faut tenir compte du facteur « poids des oiseaux » qui fait passer les Pétrels-plongeurs à la deuxième place (ligne 4 du tableau V). Les Procellariiformes arrivent alors en tête, avec 15,4 % de leur poids (15,2 % pour les Pélécánoididés qui font partie de cet ordre) suivis par les Alciformes et les Lariformes; les Sphéniscidés, Sulidés et Phalacrocoracidés occupent les dernières places (le Manchot empereur avec 1,6 % du poids de l'adulte pond l'œuf relativement le plus petit, cf. Annexe III). Ceci est représenté dans la figure 6 : il n'existe pas de différences significatives entre les Procellariiformes et les Alciformes, pas plus qu'entre les Lariformes et les Phaethontidés, ou entre les Sphénisciformes et les Sulidés, qui ont été regroupés sur les mêmes droites de régression. En revanche, les

## production des différents groupes.

PELICANOIDIDES	PROCELLARIIFORMES	PHAETHONTIDES	SULIDES	FREGATIDES	PHALACROCORACIDES
38, 4 (2)	38, 3 ± 0, 9	38, 9 (1)	40, 8 ± 0, 5	39, 3 (1)	39, 8 ± 0, 6
38, 0-38, 7	37, 0-40, 7 (39)		40, 3-41, 4 (3)		38, 7-40, 4 (4)
1	0, 97 ± 0, 1 0, 5-1 (94)	1	1, 4 ± 0, 5 1-3 (9)	1	3, 2 ± 0, 7 2-5 (24)
17, 4 (2)	121, 5 ± 117, 3 7-488 (46)	58, 1 ± 12, 1 41, 3-69, 5 (3)	76, 7 ± 25, 4 47, 1-112, 2 (9)	75, 0 ± 9, 6 59-83 (4)	43, 2 ± 16, 5 23-69, 3 (6)
15, 2 (2)	15, 5 ± 6, 8	10, 2 ± 1, 2	4, 3 ± 1, 1	6, 2 ± 0, 6	2, 6 ± 0, 5
13, 5-16, 9	4, 9-30, 0 (46)	9, 1-11, 9 (3)	3, 4-7, 2 (9)	5, 6-7, 3 (4)	2, 0-3, 6 (6)
2, 0 (1)	7, 1 ± 3, 9 1, 2-20, 2 (38)	5, 2 ± 0, 9 4-6 (3)	1, 3 ± 0, 7 0, 29-2, 41 (9)	3, 0 ± 1, 1 1, 5-4, 0 (4)	0, 29 (2) 0, 083-0, 5
50, 1 ± 3, 1	55, 2 ± 10, 3	42, 5 ± 1, 2	45, 2 ± 4, 4	49, 6 ± 4, 5	28, 7 ± 2, 3
46, 4-54 (3)	40, 5-79 (45)	41-44 (3)	41-57 (9)	44-55 (5)	24-31 (7)
49, 8 ± 3, 5	96, 8 ± 48, 3	84, 4 ± 8, 8	110, 3 ± 22, 1	160, 8 ± 12, 1	55, 8 ± 9, 6
45, 5-54 (3)	48-270 (44)	72-91 (3)	90-168 (9)	39-70 (6)	
103, 0 (2)	105, 9 ± 21, 5	103, 8 ± 6, 8	101, 0 ± 18, 0	94, 7 ± 6, 6	96, 9 ± 7, 0
96-110	79-190 (25)	95-112 (3)	74-132 (9)	85-101 (5)	86-105 (4)
1, 0 (2)	0, 6 ± 0, 2 0, 26-1, 0 (24)	0, 7 ± 0, 02 0, 667-0, 714 (3)	1, 8 ± 0, 5 0, 92-2, 7 (8)	1, 0 ± 0, 9 0, 384-2, 0 (5)	4, 0 ± 1, 8 2, 0-6, 0 (4)
-	13, 1 ± 4, 8 8, 1-20, 0 (7)	-	17, 3 (2) 13-21, 5	-	13, 0 ± 8, 2 4, 6-24, 2 (3)
31, 6 (2)	7, 9 ± 5, 5	-	19, 8 (1)	-	48, 3 (1)
27, 3-35, 9	3, 1-18, 7 (7)				
11, 0 (1)	15, 8 ± 6, 8 10, 5-25, 4 (3)	-	3, 9 (1)	14, 0 (2) 14, 0-14, 1	

cinq groupes ainsi obtenus sont significativement différents les uns des autres ; le rapport du poids de l'œuf au poids de l'adulte est significativement différent d'un groupe à l'autre, et la corrélation est forte dans tous les cas ( $r=0,99$ ,  $n=66$  pour la droite 1 ;  $r=0,98$ ,  $n=24$  pour la droite 2 ;  $r=0,99$ ,  $n=4$  pour la droite 3 ;  $r=0,96$ ,  $n=21$  pour la droite 4 ;  $r=0,98$ ,  $n=6$  pour la droite 5).

Il faut tempérer ces résultats en tenant compte de ce que certaines familles ne pondent qu'un œuf et d'autres plusieurs. Si l'on tient compte de la taille moyenne de la ponte, les résultats changent puisque les mêmes pétrels-plongeurs, pondant un seul œuf par an, rétrogradent en quatrième position. Le rapport poids de l'œuf / poids de l'adulte multiplié par le nombre moyen d'œufs pondus, permet de quantifier l'investissement reproducteur de chaque groupe d'oiseaux de mer. Les résultats s'étagent comme suit : Lariformes 25,9 % (124,43 g), Alciformes 15,89 % (97,89 g), Procellariiformes 15,4 % (123,9 g), Pélécannoididés 15,2 % (17,4 g), Phaethontidés, 9,9 % (58,1 g), Phalacrocoracidés 7,78 % (138,29 g), Sulidés 5,8 % (107,38 g), Sphénisciformes 5,3 % (300,30 g) et Fregatidés 5 % (75 g).

Il faut noter que les deux groupes de tête sont aussi ceux qui sont soumis à la prédation terrestre, ce qui explique la part importante accordée à l'investissement reproducteur. Le troisième est

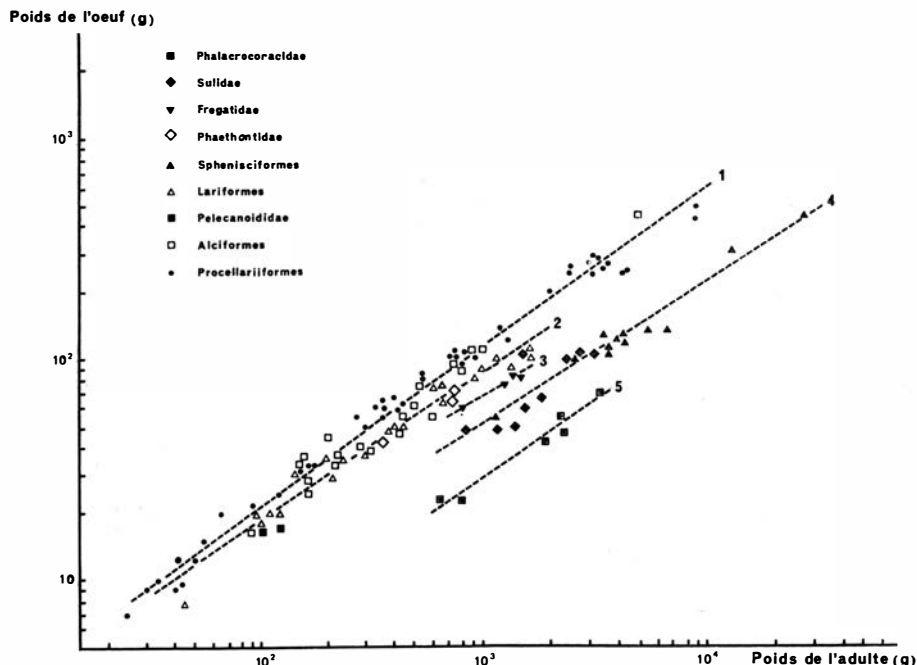


Figure 6. — Poids de l'œuf en fonction du poids du corps.

- |                                     |                          |
|-------------------------------------|--------------------------|
| 1. - Procellariiformes + Alciformes | $y = 0,774 \times 0,722$ |
| 2. - Lariformes + Phaethontidés     | $y = 0,885 \times 0,662$ |
| 3. - Frégatidés                     | $y = 1,240 \times 0,578$ |
| 4. - Sphénisciformes + Sulidés      | $y = 0,552 \times 0,652$ |
| 5. - Phalacrocoracidés              | $y = 0,249 \times 0,689$ |

remarquable car les Procellariiformes atteignent ce rang avec la ponte d'un seul œuf ; c'est dire combien celui-ci est relativement gros. Or, ces oiseaux sont presque tous fortement pélagiques, ils ont un très faible taux de mortalité à l'âge adulte et une très faible fécondité. Toutes leurs adaptations reproductrices visent donc à assurer le succès de l'élevage du jeune unique, élevage rendu difficile par les longs voyages alimentaires :

— Un « exode préposital », les femelles partant s'alimenter au large avant la ponte. Il en est de même des mâles, ce qui leur permet d'effectuer leur long premier tour d'incubation.

— La ponte d'un seul œuf et l'absence de ponte de remplacement (1). Mais l'œuf unique contient un maximum de réserves ali-

(1) Il y en aurait parfois une chez *Oceanodroma furcata* (Boersma et al., 1980).

mentaires pour le poussin qui peut ainsi ne pas être nourri immédiatement après l'éclosion.

— L'incubation et l'élevage relativement allongés.

— Le nourrissage intermittent du jeune, assuré à intervalles de plusieurs jours (tableau V, ligne 9). La nourriture peut être transportée sous une forme concentrée (« huile stomacale »).

— L'accumulation des réserves de graisse par le poussin ; celle-ci peut être telle que certains jeunes en fin d'élevage pèsent presque le double des parents (tableau V, ligne 8 et annexe III).

Inversement (tableau V, lignes 2 et 4), les cormorans, qui ont la plus forte taille de ponte, possèdent le plus petit œuf, en poids relatif.

Le mode de calcul, consistant à faire intervenir la taille de la ponte, n'est cependant pas parfait, car il ne tient pas compte des intervalles entre la ponte des différents œufs. Certains Sulidés et Sphéniscidés peuvent attendre cinq jours avant de pondre à nouveau, ce qui permet à la femelle d'accumuler de nouvelles réserves. Mais surtout, cet intervalle introduit une possibilité de régulation de la taille de la couvée en fonction des disponibilités alimentaires. Lorsque la nourriture est insuffisante, le poussin le plus jeune — et donc le moins actif — n'est plus nourri et meurt. Il laisse ainsi au plus âgé sa chance de survivre, qui eut été amoindrie en cas de compétition entre deux jeunes de même vigueur. Ce phénomène, dit de Caïn, est bien connu chez les Rapaces. Il peut être « passif », par le simple jeu des intervalles d'éclosion (lorsque l'incubation débute au premier œuf) et même par la différence de taille des œufs dans le cas unique des manchots à aigrettes (le plus gros poussin serait alors favorisé, mais cette hypothèse reste à prouver, car le petit œuf est souvent éliminé du nid avant l'éclosion). Il peut aussi être « actif », lorsque le jeune le plus âgé élimine ses frères, soit en les tuant à coups de bec comme chez les fous (Dorward, 1962), soit en les chassant des abords de la nourriture comme chez les labbes (Procter, 1975).

**DURÉE DE L'INCUBATION.** — Contrairement à ce que l'on aurait pu attendre, la durée d'incubation n'est pas proportionnelle au poids relatif de l'œuf (tableau V, lignes 4 et 6). Elle est par contre (fig. 7) proportionnelle au poids du corps des adultes (1).

Les durées d'incubation et d'élevage du poussin sont parfois fortement corrélées entre elles (tableau V, lignes 6 et 7). Il s'agit

---

(1) La corrélation entre poids corporel et durée d'incubation est significative pour les Procellariiformes (y compris les Pélécanoididés) ( $r = 0,83$ ,  $n = 45$ ), pour le groupe Alciformes + Sphénisciformes ( $r = 0,68$ ,  $n = 30$ ), et pour le groupe Lariformes + Phalacrocoracidés ( $r = 0,77$ ,  $n = 35$ ). En revanche, pour les Frégatidés, les Sulidés et les Phaethontidés, elle ne l'est pas pour un coefficient de sécurité de 95 %.

donc moins de caractères isolés que d'une stratégie générale visant à ralentir ou accélérer le départ en mer du poussin.

Dans le premier cas, qui est celui des Procellariiformes et de la plupart des oiseaux de mer tropicaux (donc vivant dans des eaux pauvres en nourriture), cette tendance s'inscrit dans les adaptations déjà décrites et visant à permettre la croissance du jeune, malgré la rareté des apports alimentaires des parents. Dans le deuxième cas, qui est celui des pingouins et de beaucoup de Lariformes, il s'agit de limiter la prédation terrestre sur les poussins en favorisant un départ précoce (qui permettra parallèlement au jeune de s'alimenter par lui-même).

La durée de l'incubation est aussi fonction de la distance à laquelle les parents vont se nourrir, ce qui est particulièrement net

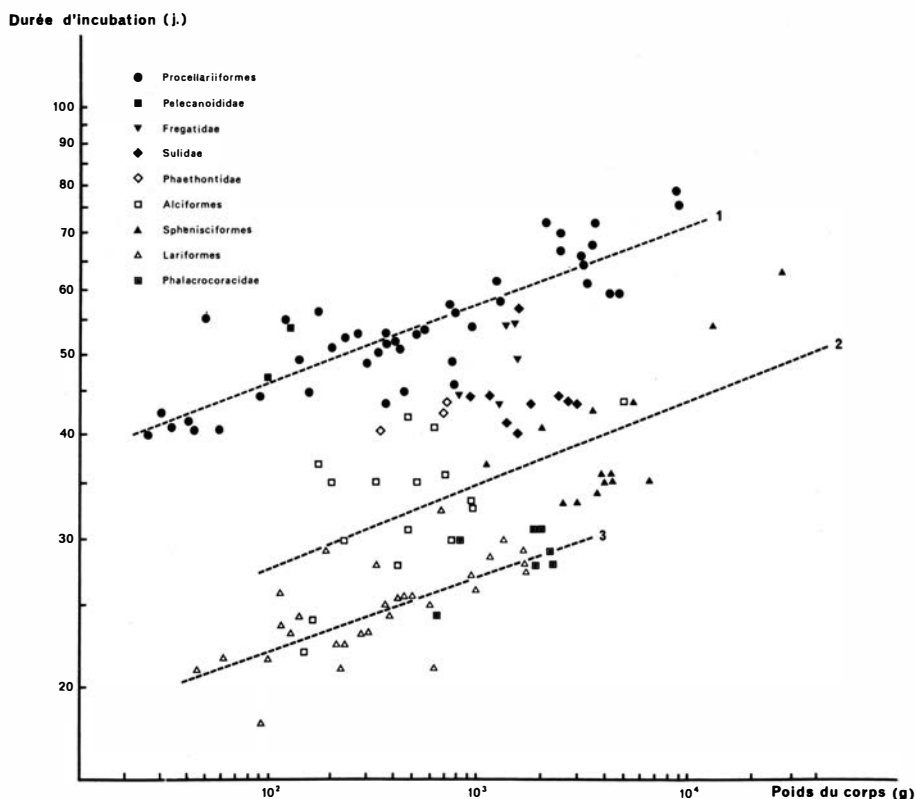


Figure 7. — Durée d'incubation en fonction du poids du corps.

1. - Procellariiformes y compris Pélécanoïdés  $y = 29,779 \times 0,096$
2. - Alciformes + Sphénisciformes  $y = 17,272 \times 0,101$
3. - Lariformes + Phalacrocoracides  $y = 14,440 \times 0,091$



chez les Procellariiformes. Lack séparait déjà les oiseaux de mer en deux catégories : « offshore » (pélagiques) et « inshore » (côtiers). Cette distinction est qualitative et certaines espèces se laissent difficilement répartir entre ces deux catégories. Le mieux serait de la remplacer par la distance de nourrissage en km mais, vu la rareté des données et la difficulté à les obtenir, nous avons préféré utiliser le nombre de nourrissages du poussin par jour, qui constitue une mesure indirecte de cette distance (tableau V, ligne 9). Hormis le cas moins probant des Phalacrocoracidés, le poids du contenu stomacal (ligne 10) est inversement proportionnel au nombre de nourrissages. L'alimentation consommée par jour par le poussin, exprimée en pourcentage du poids de l'adulte, est liée aux deux facteurs précédents (ligne 11) : Lariformes et Phalacrocoracidés réussissent les meilleurs scores, et le groupe pélagique des Procellariiformes les moins bons.

Il faut noter que les capacités voilières limitées des pétrels-plongeurs, leur rapide battement d'ailes et leur adaptation à la plongée, en font une famille aberrante parmi les autres Procellariiformes. Ici comme ailleurs, les Pélécanoididés constituent une exception : le nombre de nourrissages du poussin par jour (tableau V, ligne 9) est plus important, ce qui signifie que les lieux de nourrissage sont plus proches et qu'il s'agit là de Procellariiformes plutôt côtiers ; l'alimentation consommée chaque jour par le poussin est très importante et la durée d'élevage au nid est courte. Les pétrels-plongeurs ne sont donc pas seulement rapprochés des pingouins par leur faible capacité voilière (et donc par leur surface alaire limitée, fig. 3), mais aussi par les adaptations reproductrices et même démographiques puisqu'ils atteindraient leur maturité sexuelle à l'âge de deux ans (voir Lack, 1968, p. 296), ce qui est bien peu pour un Procellariiforme.

## VI. — ADAPTATIONS PHYSIOLOGIQUES

Il y a plusieurs manières d'aborder la mesure du métabolisme énergétique d'une espèce animale. La donnée la plus courante est la température centrale mesurée à l'aide d'un thermomètre introduit dans le cloaque de l'oiseau au repos (tableau V, première ligne et annexe III). En pratique, il est difficile de maintenir l'oiseau au calme, ce qui élève la température. De plus, la mesure obtenue ne tient pas compte de l'isolation thermique procurée par le plumage ou le tissu adipeux. Malgré les approximations, il apparaît nettement au tableau V que les Sphénisciformes et les Procellariiformes possèdent une température centrale basse, alors qu'elle est plus élevée chez les Lariformes et les Alciformes.

L'idéal serait évidemment de mesurer en appareil à métabolisme la courbe de la consommation d'oxygène de l'animal en fonction de la température ambiante. Mais cette donnée précise est

longue à obtenir ou rarement disponible. Aussi, avons-nous choisi une mesure simplifiée du métabolisme, basée sur l'amaigrissement au cours du jeûne, en utilisant la méthode de Johnson et West (1973) :

- Catabolisme lipidique :  
93 - 96 % de la perte de poids (9 kcal/g).
- Catabolisme protidique :  
7 - 4 % de la perte de poids (4 kcal/g).

Les résultats de ces calculs sont donnés au tableau VI et à la figure 8.

TABLEAU VI  
*Métabolisme de repos des différents groupes.*

	POIDS CORPOREL (g)	AMAIGRIS- SEMENT (g/24h)	METABOLISME (kcal/ ind./24h) (kcal/ kg/24h)	
Procellariiformes				
<u>Diomedea exulans</u>	11200	183, 5	1601, 0	142, 9
<u>Phoebastria fusca</u>	2337	56, 3	490, 8	210, 0
<u>Pterodroma phaeopygia</u>	408	12, 5	109, 1	267, 3
<u>Pterodroma macroptera</u>	525	8	69, 8	133, 0
<u>Pterodroma inexpectata</u>	329	7	61, 1	185, 6
<u>Pterodroma longirostris pycrofti</u>	159	4	34, 9	219, 5
<u>Bulweria bulwerii</u>	87, 3	3, 0	26, 2	299, 8
<u>Pachyptila turtur</u>	134	8	69, 8	520, 9
<u>Pachyptila vittata salvini</u>	165	13, 0	113, 4	687, 4
<u>Procellaria aequinoctialis</u>	1295	51, 9	452, 8	349, 7
<u>Calonectris diomedea</u>	754	17, 0	148, 3	196, 8
<u>Puffinus puffinus</u>	450	10	87, 3	190, 5
<u>Puffinus assimilis</u>	146, 2	9, 0	78, 5	537, 1
<u>Pelecanoides georgicus</u>	125, 4	12, 4	108, 0	861, 2
<u>Oceanodroma furcata</u>	66, 0	4, 4	38, 0	575, 0
Sphénisciformes				
<u>Aptenodytes forsteri</u>	26300	182	1588	60, 4
<u>Aptenodytes patagonicus</u>	14300	157	1370	95, 8
<u>Pygoscelis papua</u>	6900	147	1283	185, 9
<u>Pygoscelis adeliae</u>	4300	56	490	113, 9
Alciformes				
<u>Uria aalge</u>	900	47	410, 1	455, 1
<u>Fratercula arctica</u>	329	30	261, 8	795, 6
Lariformes				
<u>Larus dominicanus</u>	935	51, 3	447, 6	478, 7
<u>Stercorarius skua lonnbergi</u>	1664	82, 5	720, 1	432, 7
Phalacrocoracidés				
<u>Phalacrocorax albiventer</u>	2375	158, 3	1381, 2	581, 5
Chionididés				
<u>Chionis minor</u>	429	46, 4	404, 8	943, 7

On voit que l'on peut mettre en évidence deux groupes, significativement différents l'un de l'autre, chacun étant composé de familles ou d'ordres non significativement différents l'un de l'autre. Dans les deux cas, la corrélation entre poids corporel et métabolisme est bonne, si l'on considère l'imprécision de la méthode de Johnson et West ( $r = 0,95$ ,  $n = 19$  pour la droite 1;  $r = 0,95$ ,  $n = 5$  pour la droite 2).

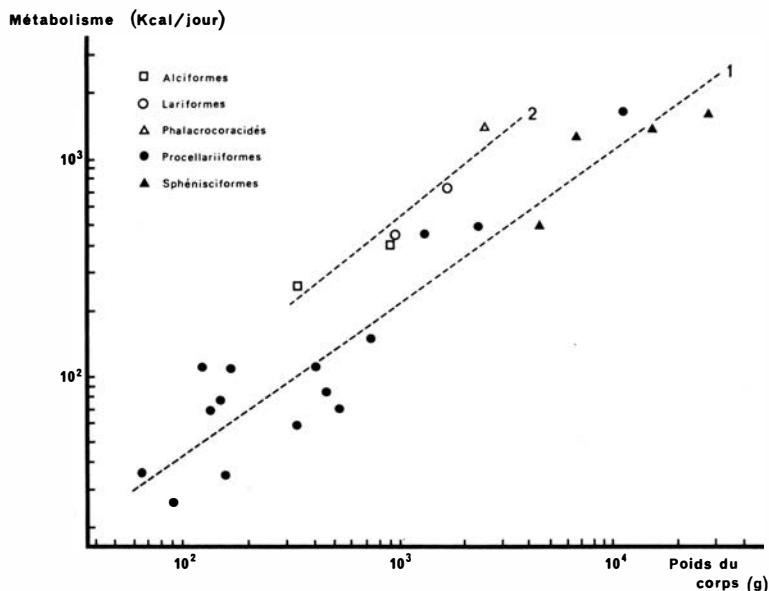


Figure 8. — Métabolisme de repos en fonction du poids du corps.

1. - Procellariiformes + Sphénisciformes  $y = 1,724 x 0,702$
2. - Alciformes + Lariformes + Phalacrocoracidae  $y = 2,143 x 0,799$

Le premier de ces groupes est constitué par les oiseaux pélagiques, Procellariiformes et Sphénisciformes, le second par les oiseaux plus ou moins côtiers, Lariformes, Alciformes et Phalacrocoracidae. La distance considérable à laquelle les premiers vont chercher leur alimentation leur impose une économie de leurs réserves adipeuses, donc un métabolisme faible. Cette contrainte n'existe pas chez les seconds, qui s'alimentent à proximité immédiate de leurs colonies et qui peuvent donc se permettre un métabolisme plus élevé. Quant aux becs-en-fourreaux (*Chionis*), oiseaux terrestres, dont la collecte de nourriture ne nécessite aucun déplacement, ils possèdent un métabolisme apparemment encore plus élevé que celui des oiseaux côtiers.

## VII. — LES STRATEGIES ADAPTATIVES

Approchant du terme de cette analyse, il apparaît que les adaptations des oiseaux de mer sont diverses et intercorrélées. Aussi pouvons-nous parler maintenant de stratégies adaptatives.

Les Sphénisciformes et les Procellariiformes, par exemple, possèdent, comme nous l'avons vu (tableau V, première ligne) une température centrale basse et un métabolisme faible (tableau VI et fig. 8). Leurs capacités de jeûne physiologique que nous avons quantifiées au tableau V, dernière ligne, sont les plus importantes des oiseaux de mer. A ce niveau et comme il est schématisé sur la figure 9, leurs stratégies divergent totalement, car les premiers possèdent un mode de locomotion aquatique, ce qui autorise des contenus stomacaux importants (tableau V, ligne 10), surtout lorsqu'on ne tient pas compte du rapport au poids des adultes qui est considérable chez les Manchots. Ils peuvent donc ne venir que rarement à terre pour nourrir le jeune, ce qui cadre bien avec la relative lenteur de leurs déplacements. Ce sont, au moins pendant l'élevage, des oiseaux relativement côtiers, ce qui leur permet de rester à proximité de leurs colonies et de nourrir régulièrement leurs poussins, d'où la possibilité de ne pondre qu'un petit œuf, c'est-à-dire un œuf avec peu de réserves. Ne subissant qu'une faible pression de prédation à terre, leurs durées d'incubation et d'élevage peuvent sans danger être longues.

Les Procellariiformes, en revanche, du fait de leur locomotion aérienne, ne peuvent transporter beaucoup de nourriture pour leurs jeunes, surtout lorsqu'ils sont spécialisés dans la prospection pélagique. Ces déplacements de grande amplitude sont d'ailleurs liés à des facultés voilières remarquables puisque nous avons vu (tableau III) que ce groupe d'oiseaux de mer est le second meilleur voilier. Du fait de cette double contrainte (grands déplacements, nourrissages rares du poussin et locomotion aérienne, donc contenus stomacaux plus légers que ceux d'un Manchot), les Procellariiformes ont dû mettre en œuvre les adaptations extrêmes que nous avons passées en revue (exode préposital des femelles, ponte d'un seul œuf contenant le maximum de réserves pour le jeune, incubation et élevage longs, huile stomacale, aptitudes du poussin au stockage des réserves graisseuses et au jeûne physiologique). Il faut ajouter que les ailes longues et effilées de la majorité des Procellariiformes (1), leur vol plané, leur habitat très « venté » concourent à un régime économique de vol qui se satisfait d'un métabolisme faible et permet un large rayon d'action.

---

(1) Le calcul de l'*aspect ratio*, qui fournit une valeur numérique indicative de la forme de l'aile, a été effectué à l'aide de la formule la plus simple :  $L/l$ , où  $L$  est la longueur de l'aile étalée, entre l'extrémité des rémiges primaires et le corps, et  $l$  la largeur maximale. Les valeurs élevées caractérisent les ailes longues et effilées, les valeurs faibles les ailes larges (tableau III et annexe I).

Par contre, les mouettes et goélands, qui possèdent une surface alaire encore plus remarquable, ne présentent pas la même forme d'ailes. Les leurs ne sont pas longues mais larges, ce qui permet des manœuvres sur place et des décollages à la verticale mais exige beaucoup plus d'énergie. Les ailes effilées des sternes se différencient de celles des Procellariiformes car elles sont repliées vers l'arrière, comme celles des hirondelles dont ces oiseaux possèdent aussi la queue fourchue. Leur vol très rapide est fortement battu, ce qui leur permet non de planer comme la plupart des Procellariiformes qui économisent leurs réserves, mais d'effectuer des « points fixes » et des acrobaties, ce qui est nécessaire à la capture de proies vigilantes comme les petits poissons. Or, il se trouve que la température centrale et le métabolisme de tous les Lariformes sont élevés, ce qui entraîne des capacités de jeûne physiologique réduites. Ceci ne pose pas de problèmes pour des oiseaux côtiers qui peuvent se nourrir et surtout nourrir leurs jeunes fréquemment (tableau V, première et dernière lignes et tableau VI). De plus, le rythme de nourrissage peut facilement être accéléré ce qui permet, en réponse à la prédation terrestre, la ponte de plusieurs œufs riches en réserves et un raccourcissement des durées d'incubation et d'élevage.

Pour les Alciformes, le problème est du même ordre, puisque leur vol battu rapide exige une forte dépense d'énergie (tableau V

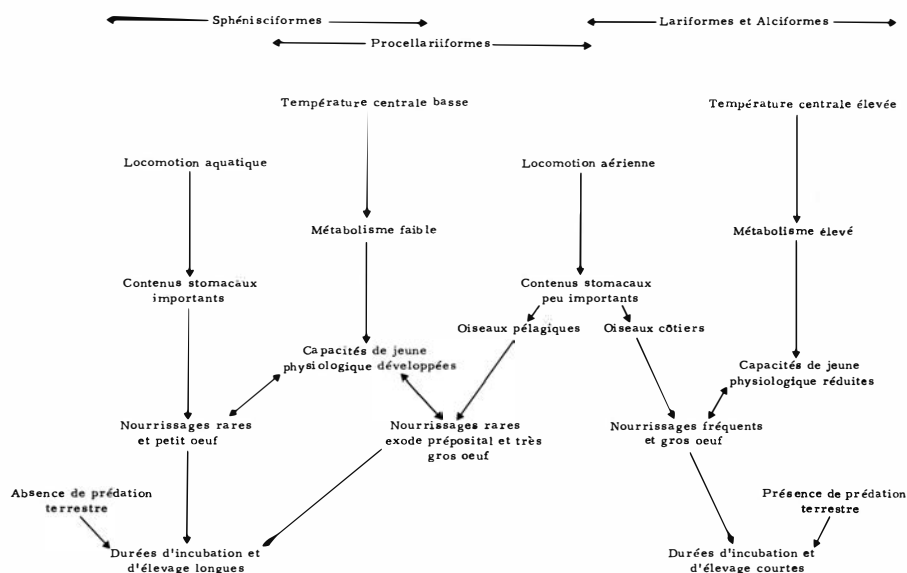


Figure 9. — Stratégies générales de reproduction adoptées par les familles d'oiseaux de mer (sauf Pélécianiformes) en fonction de leur mode de vie et de leurs caractères physiologiques.

pour la température centrale et tableau VI pour le métabolisme) et puisqu'il s'agit, en période de reproduction, d'oiseaux plutôt côtiers assurant des nourrissages fréquents (tableau V, ligne 9). Etant sujets à la prédation, nous retrouvons chez eux les mêmes adaptations permettant d'obtenir un départ rapide du jeune (œuf relativement gros, durées d'incubation et d'élevage raccourcies).

Nous n'avons pas tenu compte dans la figure 9 des Pélécaniiformes, car il s'agit d'un ordre très hétérogène, dont les familles pourraient couvrir presque tout le champ des quatre autres. En effet, les frégates, avec leurs capacités voilières extraordinaires (indice alaire : 5,12 d'après le tableau III), la ponte d'un seul œuf, leur exceptionnelle durée d'élevage du poussin au nid (tableau V, ligne 7), les grandes capacités d'amaigrissement (dernière ligne), rappellent la stratégie des Procellariiformes (mais les nourrissages quotidiens et les voyages alimentaires courts les en distinguent). Les cormorans, par contre, possédant des ailes courtes et larges, un métabolisme élevé, un mode de vie côtier, une taille de ponte importante, semblent se rapprocher des Lariformes et Alciformes. Une analyse plus fine montre qu'il s'agit en fait d'une variante de ce type de stratégie, car les œufs sont petits, les durées d'incubation et d'élevage normales, ce qui semble permis par la quasi-absence de prédation terrestre.

À l'intérieur même des Procellariiformes, qui paraissent à première vue un groupe homogène, une certaine hétérogénéité est décelable, puisque notre attention a été attirée plusieurs fois par le cas aberrant des Pélécanoididés. Parmi ces planeurs au corps fin et aux ailes longues, ils tranchent par leur aspect trapu et montrent un indice alaire similaire à celui des pingouins dont ils se rapprochent par le rythme de battement des ailes, la courte durée de l'élevage au nid du poussin (tableau V, ligne 7) et par le nombre plus important de nourrissages (tableau V, ligne 9). Bien que la ponte unique, caractéristique de cet ordre, soit conservée, on assiste à un glissement de cette famille vers une stratégie d'oiseaux côtiers, ce qui est compréhensible pour une espèce non pélagique, mais prouve bien l'interdépendance des facteurs.

En allant encore plus loin dans le détail, nous pourrions trouver à l'intérieur de chaque famille des espèces aberrantes qui sont d'autant plus intéressantes qu'elles confirment que le glissement vers un autre type de stratégie ne peut se faire sans modifications de plusieurs caractères et à l'intérieur du cadre des caractéristiques de la famille et de l'ordre dont l'espèce fait partie. Dans la plupart des familles d'oiseaux de mer, existent par exemple des représentants tropicaux. Par suite de la faible production biologique des mers chaudes (sauf en cas de remontées ou *upwellings* et de courants froids), les stratégies tendent à se rapprocher de celles des Procellariiformes (ponte unique, voyages alimentaires moins fréquents, durée d'incubation allongée, durée d'élevage du poussin

au nid augmentée). Pourtant, le partage des niches écologiques continue à se faire en fonction des caractéristiques de chaque famille. Comme nous l'avions noté en analysant les caractères adaptatifs du comportement des manchots (Jouventin, 1978), ou les structures sociales des pinnipèdes (Jouventin et Cornet, 1980), l'adaptation aux conditions ambiantes ne peut s'exprimer qu'à partir des potentialités phylogénétiques. L'éventail des capacités adaptatives ne peut se manifester qu'à l'intérieur du capital génétique du groupe car, pour en revenir à l'exemple précédent, sur le plan de l'adaptation optimum, la ponte d'un seul œuf caractéristique des Procellariiformes est aberrante dans la stratégie de type r vers laquelle tendent les pétrels-plongeurs.

Les caractères éthologiques n'apparaissent pas dans la figure 9. Est-ce à dire qu'ils ne sont pas intégrés dans ces stratégies ? Tout au contraire, ils montrent l'adaptation la plus complexe et les convergences qui en résultent sont si nombreuses qu'elles rendraient incompréhensible le schéma global des stratégies. Aussi avons-nous préféré les mettre à l'écart de cette synthèse où les convergences écologiques compliquent déjà l'interprétation. Il n'en reste pas moins qu'au niveau où des corrélations multiples sont apparues au cours de cette étude, les adaptations morphologiques, démographiques, reproductrices et physiologiques forment un tout logique et cohérent dont il est difficile de supprimer un élément sans déplacer l'équilibre de l'ensemble. Rendre compte de tous ces éléments interdépendants devient alors une gageure, car la logique humaine demeure linéaire et, pour être didactiques, il nous faut nous éloigner de la réalité : le mode et le type de locomotion conditionnent la forme et l'envergure de l'aile qui sont liées, comme nous l'avons vu, à la distance de nourrissage et au métabolisme : eux-mêmes sont corrélés à la fréquence de nourrissage du poussin et donc à l'importance de la ponte ainsi qu'à la durée de l'élevage ; le nombre de jeunes surtout, influe directement sur la démographie — c'est-à-dire, par exemple, la longévité et l'âge de maturité sexuelle.

## VIII. — *LE DETERMINISME DE CETTE DIVERSIFICATION*

Nous venons de décrire des stratégies variées. Il nous reste pour terminer à comprendre pourquoi il y a tant de solutions au même problème ? L'océan paraît à première vue un milieu uniforme et l'on comprend mal la raison d'une telle diversification. Quels sont les facteurs qui se trouvent à l'origine de cette multiplication des stratégies adaptatives des oiseaux de mer, qui pour n'être pas aussi nombreuses que celles des oiseaux terrestres, paraissent cependant disproportionnées en regard des problèmes posés par un environnement aussi stable.

En fait, il faut toujours être très prudent lorsqu'on juge de

l'uniformité d'un milieu. Il y a seulement quelques années encore la forêt équatoriale était considérée comme un milieu parfaitement homogène alors que l'on sait aujourd'hui qu'il n'en est rien. Même si le milieu océanique est incontestablement moins hétérogène que la forêt hygrophile, il n'en montre pas moins une grande variété.

Comme nous l'avons vu au début de cet article, les masses continentales, importantes dans l'hémisphère boréal, favorisent les Lariformes et Alciformes, car les adaptations reproductrices et comportementales de ces deux groupes leur permettent de se maintenir face aux prédateurs terrestres — en particulier les renards et les rats — mammifères associés aux continents. La prédation joue un rôle moindre dans les îles océaniques : quelques oiseaux de mer occasionnellement prédateurs, comme certaines mouettes et en particulier les Stercorariidés, peuvent avoir un certain impact, sur les populations de petits pétrels par exemple.

Un deuxième facteur d'hétérogénéité est représenté par la productivité très variable des océans : les eaux froides sont réputées pour leur richesse et les eaux tropicales pour leur pauvreté. Certains membres d'une famille, comme les gorfous chez les manchots et les noddis chez les sternes, se sont spécialisés dans l'une ou l'autre éventualité.

Un troisième facteur, important dans tous les groupes zoologiques, a attiré l'attention de nombreux auteurs dont les plus récents sont Croxall et Prince (1980). Nous voulons parler de la spécificité des régimes alimentaires, qui permet la diversification des niches écologiques en un même lieu. Ces spécialisations peuvent être expliquées par des formes de bec adaptées à la préhension de chaque type de proie, comme nous l'avons vu en 2.2, mais aussi par la technique de pêche utilisée. De plus, le mode de locomotion influe sur la nature du régime et il permet d'ajouter une troisième dimension — la profondeur — à cet univers apparemment plan.

Un quatrième facteur de diversification consiste à jouer sur le temps, c'est-à-dire à décaler les cycles reproducteurs d'espèces concurrentes, à migrer au loin une fois terminée la reproduction ou même paradoxalement à placer la saison d'élevage des jeunes dans le minimum de productivité océanique de l'endroit, ce qui permet à de très petites populations côtières, ou à de plus fortes populations pélagiques, d'exploiter les eaux entourant les îlots de reproduction à une époque où il n'y a pas, ou peu, de concurrence.

Enfin, un dernier facteur — spatial — nous paraît beaucoup plus caractéristique des oiseaux de mer, car il découle de ce qui nous paraît leur problème majeur : la nécessité, pour la plupart, de se nourrir loin de leur lieu de reproduction.

Nous avons montré par ailleurs (Jouventin et Cornet, 1980) que cette contrainte écologique, ajoutée aux limitations dues à l'oviparité, expliquait le rôle indispensable du mâle dans l'élevage des jeunes et le fait que les oiseaux de mer sont tous monogames. Dans



un autre article (Jouventin, sous presse b), il a été mis en évidence que l'organisation des peuplements dans les îles Crozet (51° de longitude Est, 46°30 de latitude Sud) et d'une manière plus générale, les stratégies démographiques des oiseaux de mer, étaient très dépendantes de la distance entre l'îlot de reproduction et les zones de nourrissage à cette époque de l'année. La figure 10 illustre cette constatation : les techniques de pêche sont tout d'abord représentées (la plupart de ces dessins d'oiseaux sont tirés de la figure 1, in Ashmole, 1971). Mais nous avons ajouté l'indication approximative de la profondeur à laquelle les espèces plongeuses descendent, car c'est aussi une manière de se partager les ressources alimentaires.

De plus, l'éloignement à la côte des zones de nourrissage que prospecte chaque espèce a été sommairement indiqué par son emplacement par rapport à la terre, car nous manquons de données chiffrées. Il est, en effet, beaucoup plus difficile d'observer les oiseaux en mer qu'à terre, mais la connaissance de cet aspect de leur biologie devient de plus en plus indispensable, comme nous le voyons ici, et de nombreuses études sont effectuées en ce moment dans ce domaine.

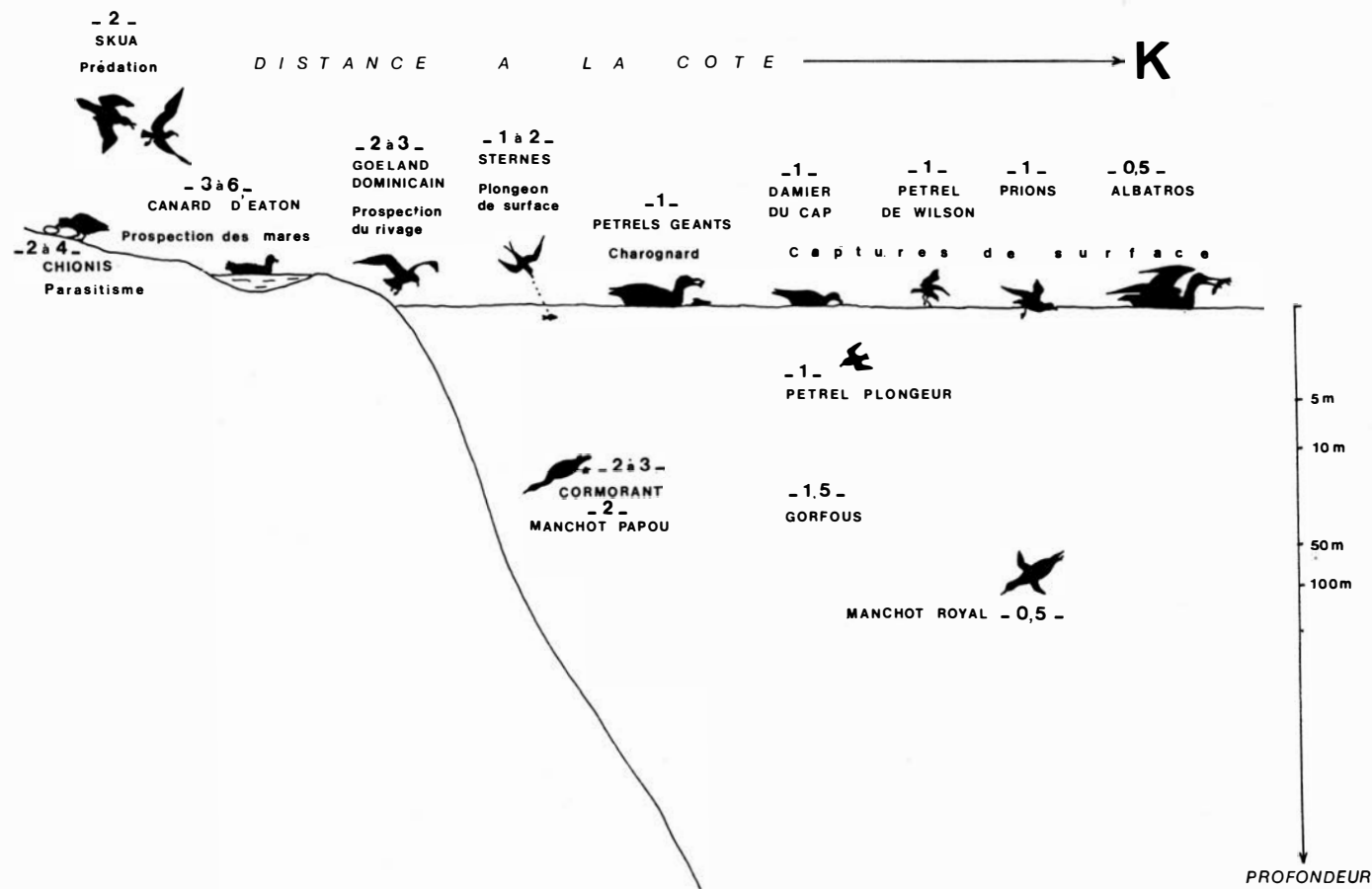
Nous avons inclus dans ce schéma les oiseaux franchement terrestres comme le Canard d'Eaton (*Anas eatoni*) ou insulaires mais ne tirant pas directement leur nourriture de la mer comme le Chionis (*Chionis minor*). Entre tirets est donnée la ponte moyenne pour chaque espèce. On constate qu'au fur et à mesure que l'on s'éloigne de la côte, la ponte se réduit (1) jusqu'à n'être plus que d'un œuf tous les deux ans chez les quatre espèces d'albatros de Crozet (Jouventin et Weimerskirch, à paraître) et dans une certaine mesure, le Manchot royal, *Aptenodytes patagonicus* (Stahl, à paraître). Ainsi un gradient apparaît qui va de stratégies plutôt de type r à terre, à des stratégies K extrêmes en haute mer.

Si l'on place en abscisse la fréquence de nourrissage du poussin (que nous avons vu être un bon indicateur de la distance de nourrissage) et en ordonnée le nombre d'œufs moyen par an, un lien apparaît. Cette corrélation est significative pour une sécurité  $P = 0,99$  ( $n = 73$ ,  $r = 0,53$ ) lorsqu'on compare l'ensemble des oiseaux de mer (fig. 11).

Lack (1968) avait déjà remarqué que, dans les familles d'oiseaux de mer « offshore », la ponte était réduite, l'incubation et l'élevage longs. En fait, la réalité est évidemment beaucoup plus complexe : il n'y a pas seulement deux catégories (« offshore » et « inshore ») mais beaucoup plus. Chaque espèce doit se répartir sur un gradient continu en fonction de son rayon de prospection et

---

(1) Quelques exceptions cependant : les pétrels géants, souvent terrestres, et les pétrels-plongeurs, côtiers, ne pondent qu'un œuf (car ils font partie du grand groupe des Procellariiformes qui sont fortement pélagiques).



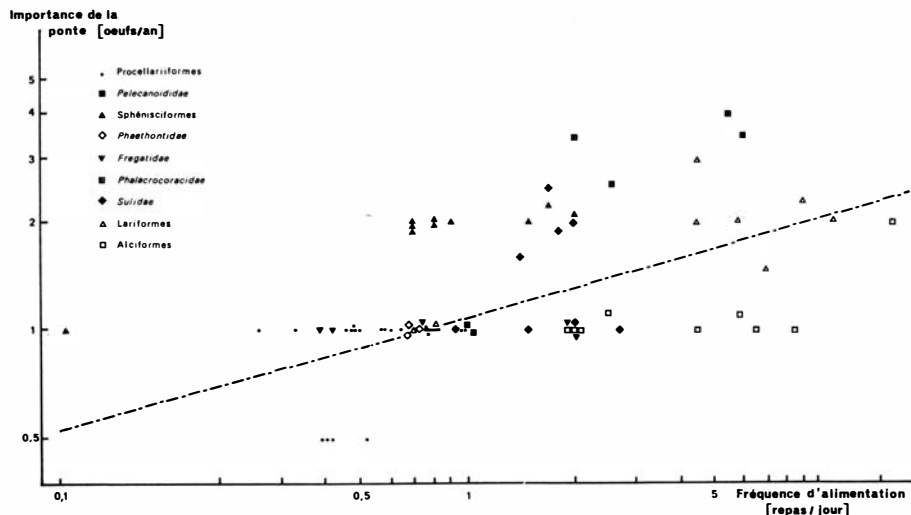


Figure 11. — L'importance de la ponte en fonction de la fréquence d'alimentation du poussin.

$$y = 1,190 \times 0,236 \quad n = 73 ; r = 0,53$$

La corrélation est significative pour une sécurité  $P = 0,99$ .

parallèlement de sa stratégie de reproduction. C'est ce qui explique que la forme la plus effilée de l'aile (le « coefficient d'aspect » ou « aspect ratio » c'est-à-dire le rapport de la longueur de l'aile sur sa largeur) soit liée à la fréquence d'alimentation du poussin (fig. 12) : les meilleurs planeurs peuvent prospecter les zones de pêche les plus lointaines mais, en contrepartie, les voyages alimentaires deviennent si longs qu'ils ne peuvent élever plusieurs poussins.

En poussant les corrélations jusqu'à l'extrême, on pourrait même éliminer le facteur distance, c'est-à-dire la fréquence de nourrissage des poussins, et mettre en parallèle le « coefficient d'aspect » et le nombre d'œufs pondus en moyenne par an. Il apparaîtrait alors une corrélation significative entre la forme de l'aile ( $y$ ) et l'importance de la ponte ( $x$ ) —  $y = 3,707 x^{-0,258}$  ( $n = 30$  ;  $r = -0,73$ ) — corrélation qui resterait incompréhensible si l'on ne

Figure 10. — Le partage des ressources alimentaires dans une île subantarctique (île de la Possession, archipel Crozet).

En plus des différences dans les régimes alimentaires et les dates de reproduction, les techniques de pêche jouent, ainsi que les profondeurs atteintes. Enfin, la distance entre la zone de pêche et le lieu de reproduction varie d'une espèce à l'autre et a des conséquences sur la taille de la ponte (indiquée entre tirets) : plus les voyages alimentaires sont longs, moins le nombre de jeunes élevés par les parents est grand (Jouventin, sous presse b).

savait que ces deux facteurs sont eux-mêmes liés à un troisième qui assure la cohésion de l'ensemble.

Ainsi, en plus des facteurs écologiques assimilables à ceux que l'on observe chez les oiseaux terrestres, les différentes espèces d'oiseaux de mer peuvent se spécialiser dans plusieurs zones de prospection autour du même îlot. Selon la distance à parcourir, les adaptations morphologiques, démographiques, reproductrices et très certainement physiologiques (métabolisme) seront différentes ce qui explique la cohérence profonde de chacune de ces stratégies.

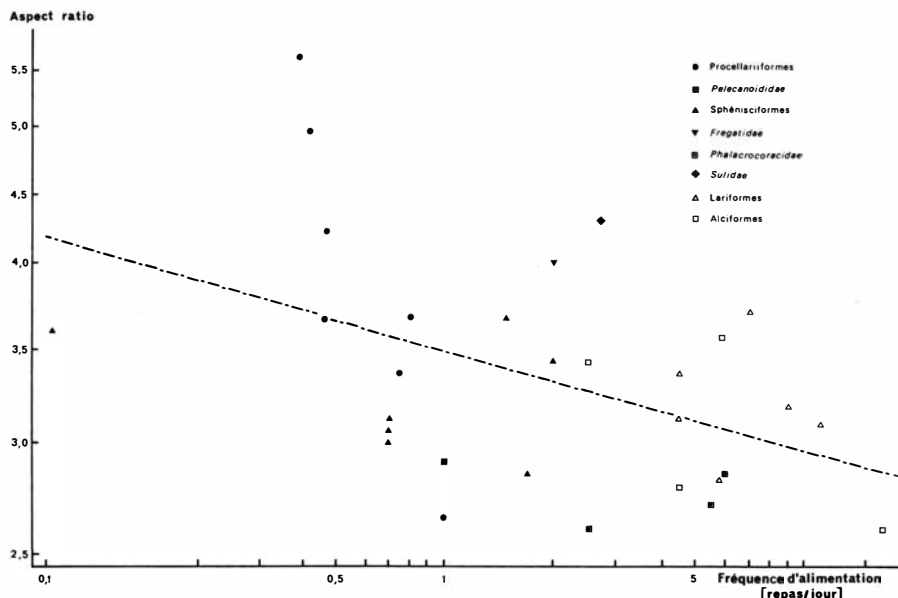


Figure 12. — Le coefficient d'aspect (aspect ratio) en fonction de la fréquence d'alimentation du poussin — qui est un indicateur de la distance parcourue en mer pour s'alimenter.

$$y = 3,500 x - 0,069 \quad n = 30 ; r = -0,45$$

La corrélation est significative pour une sécurité  $P = 0,95$ .

## SUMMARY

The striking convergences in morphology, behaviour and physiology existing between various species of sea birds are discussed, both on the basis of personal observations, mostly carried out in the Antarctic and Sub Antarctic zones, and from data in the literature.

The morphological adaptations are reviewed first. The body weight of species nesting underground is shown to be lighter than

that of species nesting above ground. Plankton-feeders usually have a broad bill, while fish-feeders have a long and narrow one. There is a broad and continuous range of flight capabilities, ranging from frigate-birds and albatrosses at one extreme to flightless penguins at the other. The difficulty of a proper comparison of flight and diving abilities between different categories of sea birds is pointed out, and the results given by various measurements and indices are compared.

The adaptive value of cryptic coloration of both eggs and nestlings to their background is discussed, as well as the protective role of some immature and adult plumages. The adaptive function of sea bird ritualized displays and vocalizations is suggested.

Further data supporting David Lack's (1968) conclusions on the adaptive value of variations in egg weight and incubation length are provided. Most sea birds have a low reproductive rate which is counter-balanced by a relatively high survival rate. They can be considered K-strategists.

Some estimates of the resting metabolic rate of adult sea birds are given.

The interdependence of the various adaptations is emphasized. To better understand the variety of adaptive strategies displayed by sea birds, the factors which are responsible for the heterogeneity of the oceanic environment are reviewed. Further, the variations in foraging distances observed in the various bird groups during the breeding season is emphasized (fig. 11). Foraging distance is significantly correlated with the average number of eggs produced per year per female, and with the aspect ratio of the wing.

#### REMERCIEMENTS

Le Professeur F. Bourlière et le Docteur P. Isenmann ont bien voulu critiquer le manuscrit. L'administration des Terres Australes et Antarctiques Françaises a assuré le soutien logistique et financier pour une bonne partie des missions. Les dessins ont été faits par L. Ruchon, M. van Beveren et la dactylographie par M.-F. Roch.

#### BIBLIOGRAPHIE

- AINLEY, D.G. (1977). — Feeding methods in seabirds : a comparison of polar and tropical nesting communities in the eastern Pacific ocean. In *Adaptations within Antarctic Ecosystems*, G.A. Llano (Ed.) : 669-685.
- AINLEY, D.G., et SCHLATTER, R.P. (1972). — Chick raising ability in Adeline penguins. *Auk*, 89, 3 : 559-566.
- AMERSON, A.B. Jr., et SHELTON, P.C. (1976). — The natural history of Johnston Atoll, Central Pacific ocean. *Atoll Research Bulletin*, 192, 479 pp.
- ANDERSSON, M. (1976). — Population ecology of the Long-tailed Skua (*Stercorarius longicaudus* Vieill.). *J. Anim. Ecol.*, 45 : 537-559.
- ASHMOLE, N.P. (1968). — Breeding and molt in the White Tern (*Gygis alba*) on Christmas Island, Pacific ocean. *Condor*, 70 : 35-55.

- ASHMOLE, N.P. (1968). — Body size, prey size, and ecological segregation in five sympatric tropical terns (Aves : Laridae). *Systematic Zoology*, 17 : 292-304.
- ASHMOLE, N.P. (1971). — Sea bird ecology and the marine environment. In *Avian Biology*, D.S. Farner et J.R. King (Eds.), vol. I : 223-286.
- AUSTIN, O.L. Jr., et KURODA, N. (1953). — The Birds of Japan. Their status and distribution. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 109 : 279-637.
- BAGSHAW, T.W. (1938). — Notes on the habits of the Gentoo and Ringed or Antarctic Penguin. *Trans. Zool. Soc. London*, 24 : 185-306.
- BAILEY, E.P. (1973). — Discovery of a Kittlitz's Murrelet nest. *Condor*, 75 : 457.
- BAKER, A.J., et COLEMAN, J.D. (1977). — The breeding cycle of the Westland Black Petrel (*Procellaria westlandica*). *Notornis*, 24, 4 : 211-231.
- BARRAT, A. (1974). — Note sur le Pétrel gris *Procellaria cinerea*. *C.N.F.R.A.*, 33 : 19-24.
- BARRAT, A. (1976). — Quelques aspects de la biologie et de l'écologie du Manchot Royal (*Aptenodytes patagonicus*) des îles Crozet. *C.N.F.R.A.*, 40 : 9-49.
- BARRAT, A., BARRE, H., et MOUGIN, J.-L. (1976). — Données écologiques sur les grands albatros *Diomedea exulans* de l'île de la Possession (archipel Crozet). *L'Oiseau et R.F.O.*, 46 : 143-155.
- BARRE, H. (1976). — *Pterodroma lessonii* (Garnot) à l'île de la Possession (îles Crozet). *C.N.F.R.A.*, 40 : 61-76.
- BARRE, H. (1976) — Le Skua Subantarctique *Stercorarius skua lönnbergi* (Mathews) à l'île de la Possession (îles Crozet) *C.N.F.R.A.*, 40 : 77-105.
- BARTLEY, J.A. (1968). — Observations on the breeding habits of Pycroft's Petrel. *Notornis*, 15 : 70-99.
- BECK, J.R. (1969). — Food, moult and age of first breeding in the Cape Pigeon, *Daption capensis* Linnaeus. *Brit. Antarct. Surv. Bull.*, 21 : 33-44.
- BECK, J.R., et BROWN, D.W. (1972). — The biology of Wilson's Storm-petrel *Oceanites oceanicus* (Kuhl) at Signy Island, South Orkney Islands. *Brit. Antarct. Surv. Sc. Rep.*, 69, 54 pp.
- BEDARD, J. (1969). — Histoire naturelle du Gode, *Alca torda*, L., dans le golfe Saint-Laurent, province du Québec, Canada. *Etude du Service Canadien de la Faune*, 7, 79 pp.
- BEDARD, J. (1969). — Adaptative radiation in Alcidae. *Ibis*, 111 : 189-198.
- BEDARD, J. (1969). — The nesting of the Crested, Least and Parakeet Auklets on St. Lawrence Island, Alaska. *Condor*, 71 : 386-398.
- BEDARD, J. (1969). — Feeding of the Least, Crested and Parakeet Auklets around St. Lawrence Island, Alaska. *Can. J. Zool.*, 47 : 1025-1050.
- BENT, A.C. (1919). — Life histories of north american diving birds. Order Pygopodes. *U.S. Nat. Mus. Bull.*, 107, 239 pp.
- BERRUTI, A. (1979). — The breeding biologies of the Sooty Albatrosses *Phoebastria fusca* and *P. palpebrata*. *Emu*, 79 : 161-175.
- BIRKHEAD, T.R. (1974). — Movement and mortality rates of british guillemots. *Bird Study*, 21 : 241-254.
- BIRKHEAD, T.R., et HUDSON, P.J. (1977). — Population parameters for the Common Guillemot *Uria aalge*. *Ornis Scandinavica*, 8 : 145-154.
- BOERSMA, P.D. (1977). — An ecological and behavioral study of the Galapagos Penguin. *The Living Bird*, 15 : 43-93.
- BOERSMA, P.D., WHEELWRIGHT, N.T., NERINI, M.K., et WHEELWRIGHT, E.S. (1980). — The breeding biology of the Fork-tailed Storm-petrel (*Oceanodroma furcata*). *Auk*, 97 : 268-282.
- BOSWALL, J., et MACIVER, D. (1975). — The Magellanic Penguin *Spheniscus magellanicus*. In *The Biology of Penguins*, B. Stonehouse (Ed.) : 271-305.

- BROOKE, M. de L. (1978). — Weights and measurements of the Manx Shearwater, *Puffinus puffinus*. *J. Zool., Lond.*, 186 : 359-374.
- BROWN, D.A. (1966). — Breeding biology of the Snow Petrel *Pagodroma nivea* (Forster). *ANARE Sc. Rep.*, B, 89, 63 pp.
- BROWN, R.G.B. (1967). — Breeding success and population growth in a colony of Herring and Lesser Black-backed Gulls *Larus argentatus* and *L. fuscus*. *Ibis*, 109 : 502-515.
- BROWN, R.G.B. (1976). — The foraging range of breeding dovebies, *Alle alle*. *Can. Field-Nat.*, 90 : 166-168.
- BROWN, W.Y. (1975). — Incubation shifts of Sooty Terns *Sterna fuscata* on Manana Island, Hawaii. *Ibis*, 117 : 527-529.
- BURTON, R.W. (1968). — Breeding biology of the Brown Skua, *Catharacta skua lönnerbergi* (Mathews), at Signy Island, South Orkney Islands. *Brit. Antarct. Surv. Bull.*, 15 : 9-28.
- CAMPREDON, P. (1978). — Reproduction de la Sterne caugek *Thalasseus sandvicensis* Lath. sur le Banc d'Arguin (Gironde). Aperçu de sa distribution hivernale. *L'Oiseau et R.F.O.*, 48 : 123-150, 263-279.
- CARRICK, R. et DUNNET, G.M. (1954). — Breeding of the Fulmar *Fulmarus glacialis*. *Ibis*, 96 : 356-370.
- COKER, R.E. (1919). — Habits and economic relations of the guano birds of Peru. *Proc. U.S. Nat. Mus.*, 56 : 449-511.
- CONROY, J.W.H. (1972). — Ecological aspects of the biology of the Giant Petrel, *Macronectes giganteus* (Gmelin), in the maritime Antarctic. *Brit. Antarct. Surv. Sc. Rep.*, 75, 74 pp.
- CONROY, J.W.H., DARLING, O.H.S., et SMITH, H.G. (1975). — The annual cycle of the Chinstrap Penguin *Pygoscelis antarctica* on Signy Island, South Orkney Islands. In *The Biology of Penguins*, B. Stonehouse (Ed.) : 353-362.
- CONROY, J.W.H., WHITE, M.G., FURSE, J.P. et BRUCE, G. (1975). — Observations on the breeding biology of the Chinstrap Penguin, *Pygoscelis antarctica*, at Elephant Island, South Shetland Islands. *Brit. Antarct. Surv. Bull.*, 40 : 23-32.
- COULSON, J.C., et WHITE, E. (1957). — Mortality rates of the Shag estimated by two independent methods. *Bird Study*, 4 : 166-171.
- COULSON, J.C., et WHITE, E. (1958). — Observations on the breeding of the Kittiwake. *Bird Study*, 5 : 74-83.
- COULSON, J.C., et WHITE, E. (1959). — The post-fledging mortality of the Kittiwake. *Bird Study*, 6 : 97-102.
- CRAMP, S., et SIMMONS, K.E.L. (1977). — *Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. The birds of the Western Palearctic*. Oxford University Press, vol. I, (vii), 722 pp.
- CROCKETT, D.E. (1975). — Kermadec Island expedition reports : the Wedge-tailed Shearwater (*Puffinus pacificus pacificus*) in the northern Kermadecs. *Notornis*, 22 : 1-9.
- CROXALL, J.P., et PRINCE, P.A. (1980). — Food, feeding ecology and ecological segregation of seabirds at South Georgia. *Biol. J. Lin. Soc.*, 14 : 103-131.
- DAVIS, J.W.F. (1975). — Age, egg-size and breeding success in the Herring Gull *Larus argentatus*. *Ibis*, 117 : 460-473.
- DEMENTIEV, G.P., MEKLENBURTSEV, R.N., SUDILOVSKAYA, A.M., et SPANGENBERG, E.P. (1969). — *Birds of the Soviet Union*. Israel Program of Scientific Translations, vol. I, 704 pp. ; vol. II, 553 pp. ; vol. III, 756 pp.
- DERENNE, Ph., et MOUGIN, J.-L. (1976). — Les Procellariiformes à nidification hypogée de l'île aux Cochons (archipel Crozet, 46° 06' S, 50° 14' E). *C.N.F.R.A.*, 40 : 149-174.

- DESPIN, B. (1972). — Note préliminaire sur le Manchot papou *Pygoscelis papua* de l'île de la Possession (archipel Crozet). *L'Oiseau et R.F.O.*, 42, n° sp. : 69-83.
- DESPIN, B. (1977). — Croissances comparées des poussins chez les manchots du genre *Pygoscelis*. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 285, D : 1135-1137.
- DESPIN, B., MOUGIN, J.-L., SEGONZAC, M. (1972). — Oiseaux et mammifères de l'île de l'Est, archipel Crozet (46° 25' S, 52° 12' E). *C.N.F.R.A.*, 31, 106 pp.
- DEVILLERS, P. (1977). — The Skuas of the north American Pacific coast. *Auk*, 94 : 417-429.
- DIAMOND, A.W. (1975). — The biology of Tropic birds at Aldabra atoll, Indian ocean. *Auk*, 92 : 16-39.
- DIAMOND, A.W. (1976). — Subannual breeding and moult cycles in the Bridled Tern *Sterna anaethetus* in the Seychelles. *Ibis*, 118 : 414-419.
- DORWARD, D.F. (1962). — Comparative breeding biology of the White Booby and the Brown Booby *Sula spp.* at Ascension. *Ibis*, 103 b : 174-220.
- DOWNES, M.C., EALEY, E.H.M., GWYNN, A.M., et YOUNG, P.S. (1959). — The birds of Heard Island. *ANARE Rep.*, B, 1, 135 pp.
- DRENT, R.H. (1965). — Breeding biology of the Pigeon Guillemot, *Cephus columba*. *Ardea*, 53 : 99-160.
- DROST, R., FOCKE, E., et FREYTAG, G. (1961). — Entwicklung und Aufbau einer Population der Silbermöwe, *Larus argentatus argentatus*. *J. f. Orn.*, 102 : 404-429.
- DUNNET, G.M., ANDERSON, A., et CORMACK, R.M. (1963). — A study of survival of adult fulmars with observations on the pre-laying exodus. *British birds*, 56 : 2-18.
- DUNNET, G.M., et OLLASON, J.C. (1978). — Survival and longevity in the Fulmar. *Ibis*, 120 : 124-125.
- EKLUND, C.R. (1961). — Distribution and life history studies of the South-polar Skua. *Bird-banding*, 32 : 187-223.
- EMISON, W.B. (1968). — Feeding preferences of the Adélie penguin at Cape Crozier, Ross Island. *Antarct. Res. Ser.*, 12 : 191-212.
- FALLA, R.A. (1937). — Birds. *BANZARE Rep.*, B, 2, 304 pp.
- FEARE, C.J. (1976). — The breeding of the Sooty Tern *Sterna fuscata* in the Seychelles and the effects of experimental removal of its eggs. *J. Zool., Lond.*, 179 : 317-360.
- FISHER, H.I. (1967). — Body weights in Laysan Albatrosses *Diomedea immutabilis*. *Ibis*, 109 : 373-382.
- FISHER, H.I. (1975). — Longevity of the Laysan Albatross, *Diomedea immutabilis*. *Bird-banding*, 46 : 1-6.
- FORDHAM, R.A. (1964). — Breeding biology of the Southern Black-backed Gull. I : pre-egg and egg stage. *Notornis*, 11 : 3-34.
- FORDHAM, R.A. (1964). — Breeding biology of the Southern Black-backed Gull. II : incubation and the chick stage. *Notornis*, 11 : 110-126.
- GODFREY, W.E. (1967). — *Les oiseaux du Canada*. Ottawa, 506 pp.
- GREENWAY, J.C. (1958). — Extinct and vanishing birds of the World. *Amer. Com. Int. Wildl. Prot.*, 13, 518 pp.
- GREENWOOD, J. (1964). — The fledging of the Guillemot *Uria aalge* with notes on the Razorbill *Alca torda*. *Ibis*, 106 : 469-481.
- GUILLLOTIN, M. (1978). — Quelques aspects de l'écologie du Skua antarctique *Stercorarius maccormicki* dans l'archipel de Pointe Géologie (Terre Adélie). D.E.A. non publié, 29 pp.
- GUILLLOTIN, M., et JOUVENTIN, P. (1980). — Le Pétrel des neiges à Pointe Géologie. *Le Gerfaut*, 70 : 51-72.



- HARPER, P.C. (1976). — Breeding biology of the Fairy Prion (*Pachyptila turtur*) at the Poor Knights Islands, New Zealand. *N.Z.J. Zool.*, 3 : 351-371.
- HARRIS, M.P. (1964). — Aspects of the breeding biology of the gulls *Larus argentatus*, *L. fuscus* and *L. marinus*. *Ibis*, 106 : 432-456.
- HARRIS, M.P. (1966). — Breeding biology of the Manx Shearwater *Puffinus puffinus*. *Ibis*, 108 : 17-33.
- HARRIS, M.P. (1969). — Breeding seasons of sea birds in the Galapagos Islands. *J. Zool., Lond.*, 159 : 145-165.
- HARRIS, M.P. (1970). — Breeding ecology of the Swallow-tailed Gull *Creagrus furcatus*. *Auk*, 87 : 215-243.
- HARRIS, M.P. (1970). — The biology of an endangered species, the Dark-rumped Petrel (*Pterodroma phaeopygia*), in the Galapagos Islands. *Condor*, 72 : 76-84.
- HARRIS, M.P. (1973). — The biology of the Waved Albatross *Diomedea irrorata* of Hood Island, Galapagos. *Ibis*, 115 : 483-510.
- HARRIS, M.P. (1974). — *A field-guide to the birds of the Galapagos*. London, Collins, 160 pp.
- HARRIS, M.P. (1978). — Variations within British puffins populations. *Ibis*, 120 : 129.
- HARRIS, M.P. (1979). — Survival and ages of first breeding of Galapagos seabirds. *Bird-banding*, 50 : 56-61.
- HARRIS, M.P. (1979). — Population dynamics of the Flightless Cormorant *Nannopterum harrisi*. *Ibis*, 121 : 135-146.
- HARROW, G. (1976). — Some observations of Hutton's Shearwater. *Notornis*, 23 : 269-288.
- HARTMAN, F.A. (1961). — Locomotor mechanisms of birds. *Smith. Misc. Coll.*, 143 : 1-91.
- IMBER, M.J. (1976). — Breeding biology of the Grey-faced Petrel *Pterodroma macroptera gouldi*. *Ibis*, 118 : 51-64.
- IVERSEN, J.A. et KROG, J. (1972). — Body temperatures in active and resting Charadriiform birds (murres, puffins and auklets) at different ambient temperatures. *Norwegian J. Zool.*, 20 : 145-146.
- JACKSON, F., SIEGFRIED, W.R., et COOPER, J. (1976). — A simulation model for the population dynamics of the Jackass Penguin. *Trans. Roy. Soc. S. Afr.*, 42 : 11-21.
- JOHNSON, A.W. (1965). — *The birds of Chile and adjacent regions of Argentina, Bolivia and Peru*. Buenos-Aires, vol. I, 398 pp.
- JOHNSON, S.R., et WEST, G.C. (1973). — Fat content, fatty acid composition and estimates of energy metabolism of Adélie Penguins (*Pygoscelis adeliae*) during the early breeding season fast. *Comp. Biochem. Physiol.*, 45 B : 709-719.
- JOUANIN, C. (1976). — Note sur la biométrie des Puffins cendrés de Tunisie. *L'Oiseau et R.F.O.*, 46 : 97-102.
- JOUANIN, C., et GILL, F.B. (1967). — Recherche du Pétrel de Barau, *Pterodroma baraui*. *L'Oiseau et R.F.O.*, 37 : 1-19.
- JOUANIN, C., ROUX, F., et ZINO, A. (1977). — Sur les premiers résultats du baguage des Puffins cendrés aux îles Selvagens. *L'Oiseau et R.F.O.*, 47 : 351-358.
- JOUVENTIN, P. (1971). — Comportement et structure sociale chez le Manchot empereur. *Terre et Vie*, 25 : 510-586.
- JOUVENTIN, P. (1972). — Un nouveau système de reconnaissance acoustique chez les oiseaux. *Behaviour*, 43 : 176-186.
- JOUVENTIN, P. (1975). — Mortality parameters in Emperor penguins *Aptenodytes forsteri*. In *The Biology of Penguins*, B. Stonehouse (Ed.) : 435-446.

- JOUVENTIN, P. (1978). — *Ethologie comparée des Sphéniscidés (Manchots)*. Thèse de Doctorat d'Etat, Montpellier.
- JOUVENTIN, P. (sous presse a). — Comparative ethology of Penguins. *Zeitschrift für Tierpsychologie*. Supplément.
- JOUVENTIN, P. (sous presse b). — Un facteur déterminant dans l'organisation des peuplements d'oiseaux de mer, en particulier dans l'archipel Crozet. Communication au Second Colloque d'Ecologie Théorique, Gif-sur-Yvette, 27-31 octobre 1980. Maloigne, Paris.
- JOUVENTIN, P., et CORNET, A. (1980). — The sociobiology of Pinnipeds. *Advances in the Study of Behavior*, 11 : 121-141.
- JOUVENTIN, P., GUILLOTIN, M., et CORNET, A. (1979). — Le chant du Manchot empereur et sa signification adaptative. *Behaviour*, 70 : 231-250.
- JOUVENTIN, P. et ROUX, Ph. (1979). — Le chant du Manchot Adélie. Rôle dans la reconnaissance individuelle et comparaison avec le chant d'un oiseau non territorial, le Manchot empereur. *L'Oiseau et R.F.O.*, 49 : 31-37.
- KING, W.B., et GOULD, P.J. (1967). — The status of Newell's race of the Manx Shearwater. *Living Bird*, 6 : 163-186.
- KINSKY, F.C. (1960). — The yearly cycle of the Northern Blue Penguin (*Eudyptula minor novaehollandiae*) in the Wellington harbour area. *Rec. Dom. Mus.*, 3 : 145-218.
- LACAN, F. (1971). — Observations écologiques sur le Pétrel de Wilson (*Oceanites oceanicus*) en Terre Adélie. *L'Oiseau et R.F.O.*, 41, n° sp. : 65-89.
- LACAN, F., et MOUGIN, J.-L. (1974). — Les oiseaux des îles Gambier et de quelques atolls orientaux de l'archipel des Tuamotu (océan Pacifique). *L'Oiseau et R.F.O.*, 44 : 192-280.
- LACK, D. (1968). — *Ecological Adaptations for Breeding in Birds*. Londres, Methuen et Co, XIII et 409 pp.
- LE MORVAN, P., MOUGIN, J.-L., et PREVOST, J. (1967). — Ecologie du Skua antarctique (*Stercorarius skua maccormicki*) dans l'archipel de Pointe Géologie (Terre Adélie). *L'Oiseau et R.F.O.*, 37 : 193-220.
- LLOYD, C.S. (1974). — Movement and survival of british Razorbills. *Bird Study*, 21 : 102-116.
- LLOYD, C.S. (1977). — The ability of the Razorbill *Alca torda* to raise an additional chick to fledging. *Ornis Scand.*, 8 : 155-159.
- LLOYD, C.S., et PERRINS, C.M. (1977). — Survival and age at first breeding in the Razorbill (*Alca torda*). *Bird-banding*, 48 : 239-252.
- MACDONALD, M.A. (1977). — Adult mortality and fidelity to mate and nest-site in a group of marked fulmars. *Bird Study*, 24 : 165-168.
- MAHER, W.J. (1962). — Breeding biology of the Snow Petrel near Cape Hallett, Antarctica. *Condor*, 64 : 488-499.
- MANUWAL, D.A. (1974). — The natural history of Cassin's Auklet (*Ptychoramphus aleuticus*). *Condor*, 76 : 421-431.
- MARSHALL, A.J., et SERVENTY, D.L. (1956). — The breeding cycle of the Short-tailed Shearwater, *Puffinus tenuirostris* (Temminck), in relation to transequatorial migration and its environment. *Proc. Zool. Soc. London*, 127 : 489-509.
- MEAD, C.J. (1974). — The results of ringing auks in Britain and Ireland. *Bird Study*, 21 : 45-86.
- MOUGIN, J.-L. (1970). — Observations écologiques sur les Grands Albatros (*Diomedea exulans*) de l'île de la Possession (archipel Crozet) en 1968. *L'Oiseau et R.F.O.*, 40, n° sp. : 16-36.
- MOUGIN, J.-L. (1970). — Les albatros fuligineux *Phoebastria palpebrata* et *P. fusca* de l'île de la Possession (archipel Crozet). *L'Oiseau et R.F.O.*, 40, n° sp. : 37-61.

- MOUGIN, J.-L. (1975). — Ecologie comparée des Procellariidae antarctiques et sub-antarctiques. *C.N.F.R.A.*, 36, 195 pp.
- MOUGIN, J.-L. et VAN BEVEREN, M. (1979). — Structure et dynamique de la population de manchots empereurs *Aptenodytes forsteri* de la colonie de l'archipel de Pointe Géologie, Terre Adélie. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 289, D : 157-160.
- MURPHY, R.C. (1936). — *Oceanic Birds of South America*. American Museum of Natural History, New York, 2 vol.
- NELSON, J.B. (1975). — The breeding biology of frigatebirds. A comparative review. *Living Bird*, 14 : 113-155.
- NELSON, J.B. (1978). — *The Sulidae, Gannets and Boobies*. Oxford University Press, 1012 pp.
- NETTLESHIP, D.N. (1972). — Breeding success of the Common Puffin (*Fratercula arctica* L.) on different habitats at Great Island, Newfoundland. *Ecological Monographs*, 42 : 239-268.
- NORDERHAUG, M. (1970). — The role of the Little Auk, *Plautus alle* (L.), in Arctic ecosystems. In *Antarctic Ecology*, M.W. Holdgate (Ed.), vol. 1 : 558-560.
- OELKE, H. (1975). — Breeding behaviour and success in a colony of Adelie penguins *Pygoscelis adeliae* at Cape Crozier, Antarctica. In *The Biology of Penguins*, B. Stonehouse (Ed.) : 363-395.
- PALMER, R.S. (1962). — *Handbook of North American birds*. I. Loons though Flamingos. Yale University Press, IX - 567 pp.
- PARSONS, J. (1976). — Nesting density and breeding success in the Herring Gull *Larus argentatus*. *Ibis*, 118 : 537-546.
- PATTERSON, I.J. (1965). — Timing and spacing of broods in the Black-headed Gull *Larus ridibundus*. *Ibis*, 107 : 433-459.
- PAYNE, M.R., et PRINCE, P.A. (1979). — Identification and breeding biology of the diving petrels *Pelecanoides georgicus* and *P. urinatrix exsul* at South Georgia. *N.Z.J. Zool.*, 6 : 299-318.
- PERRINS, C.M. (1966). — Survival of young Manx Shearwaters *Puffinus puffinus* in relation to their presumed date of hatching. *Ibis*, 108 : 132-135.
- PINDER, R. (1966). — The Cape Pigeon, *Daption capensis* Linnaeus, at Signy Island, South Orkney Islands. *Brit. Antarct. Surv. Bull.*, 8 : 19-47.
- PLUMB, W.J. (1965). — Observations on the breeding biology of the Razorbill. *British Birds*, 58 : 449-456.
- POOLE, E.L. (1938). — Weights and wing areas in north american birds. *Auk*, 55 : 511-517.
- PREVOST, J. (1961). — *Ecologie du Manchot empereur Aptenodytes forsteri* Gray. Hermann, Paris, 201 pp.
- PROCTER, D.L.C. (1975). — The problem of chick loss in the South Polar Skua *Catharacta maccormicki*. *Ibis*, 117 : 452-459.
- PIED, B.E. (1964). — The Cape Hallett Adelie Penguin rookery ; its size, composition and structure. *Rec. Dom. Mus.*, 5 (4) : 11-37.
- REID, B.E. (1968). — An interpretation of the age structure and breeding status of an Adelie penguin population. *Notornis*, 15 : 193-197.
- REILLY, P.N. et BALMFORD, P. (1975). — A breeding study of the Little Penguin *Eudyptula minor* in Australia. In *The Biology of Penguins*, B. Stonehouse (Ed.) : 161-187.
- RICE, D.W., et KENYON, K.W. (1962). — Breeding cycles and behavior of Laysan and Black-footed Albatrosses. *Auk*, 79 : 517-567.
- RICHARDSON, F. (1961). — Breeding biology of the Rhinoceros Auklet on Protection Island, Washington. *Condor*, 63 : 456-473.
- RICHDALE, L.E. (1943). — The Kuaka or Diving-petrel, *Pelecanoides urinatrix* (Gmelin). *Emu*, 43 : 24-48, 97-107.

- RICHDALE, L.E. (1949). — Buller's Mollymawk : incubation data. *Bird-Banding*, 20 : 127-141.
- RICHDALE, L.E. (1957). — *A population study of penguins*. Oxford, Clarendon Press, (iv) et 195 pp.
- RICHDALE, L.E. (1963). — Biology of the Sooty Shearwater. *Proc. Zool. Soc. London*, 141 : 1-117.
- RICHDALE, L.E. (1964). — Notes on the Mottled Petrel *Pterodroma inexpectata* and other petrels. *Ibis*, 106 : 110-114.
- RICHDALE, L.E. et WARHAM, J. (1973). — Survival, pair bond retention and nest-site tenacity in Buller's Mollymawk. *Ibis*, 115 : 257-263.
- ROBERTS, B. (1940). — The life cycle of Wilson's Petrel *Oceanites oceanicus* (Kuhl). *Brit. Graham Land Exp. 1934-37, Sc. Rep.*, 1 : 141-194.
- ROUND, P.D. et SWANN, R.L. (1977). — Aspects of the breeding of Cory's Shearwater *Calonectris diomedea* in Crete. *Ibis*, 119 : 350-353.
- SAPIN-JALOUSTRE, J. (1960). — *Ecologie du Manchot Adélie*. Hermann, Paris, 208 pp.
- SCHREIBER, R.W. (1970). — Breeding biology of Western Gulls (*Larus occidentalis*) on San Nicolas Island, California, 1968. *Condor*, 72 : 133-140.
- SEALY, S.G. (1973). — Adaptative significance of post-hatching developmental patterns and growth rates in the *Alcidae*. *Ornis Scand.*, 4 : 113-121.
- SEALY, S.G. (1973). — Breeding biology of the Horned Puffin on St. Lawrence Island, Bering Sea, with zoogeographical notes on the north Pacific puffins. *Pacific Science*, 27 : 99-119.
- SEALY, S.G. (1974). — Breeding phenology and clutch size in the Marbled Murrelet. *Auk*, 91 : 10-23.
- SEALY, S.G. (1975). — Feeding ecology of the Ancient and Marbled Murrelets near Langara Island, British Columbia. *Can. J. Zool.*, 53 : 418-433.
- SEALY, S.G. (1975). — Egg size of Murrelets. *Condor*, 77 : 500-501.
- SEALY, S.G. (1975). — Aspects of the breeding biology of the Marbled Murrelet in British Columbia. *Bird-Banding*, 46 : 141-154.
- SEALY, S.G. (1976). — Biology of nesting Ancient Murrelets. *Condor*, 78 : 294-306.
- SEALY, S.G., et BEDARD, J. (1973). — Breeding biology of the Parakeet Auklet (*Cyclorhynchus psittacula*) on St. Lawrence Island, Alaska. *Astarte*, 6 : 59-68.
- SERVENTY, D.L., SERVENTY, V. et WARHAM, J. (1971). — *The Handbook of Australian Sea-birds*. Reed, 254 pp.
- SIMPSON, G.G. (1976). — *Penguins, past and present, here and there*. Yale University Press, 150 pp.
- SLADEN, W.J.L. (1958). — The Pygoscelid penguins. I - Methods of study. II - The Adelie Penguin *Pygoscelis adeliae* (Hombron & Jacquinot). *FIDS Sc. Rep.*, 17, 97 pp.
- SNOW, B.K. (1960). — The breeding biology of the Shag *Phalacrocorax aristotelis* on the island of Lundy, Bristol Channel. *Ibis*, 102 : 554-575.
- SNOW, B.K. (1966). — Observations on the behaviour and ecology of the Flightless Cormorant *Nannopterum harrisi*. *Ibis*, 108 : 265-280.
- SNOW, D.W. (1965). — The breeding of the Red-billed Tropic bird in the Galapagos Islands. *Condor*, 67 : 210-214.
- SNOW, D.W. (1965). — The breeding of Audubon's Shearwater (*Puffinus lherminieri*) in the Galapagos. *Auk*, 82 : 591-597.
- SORENSEN, J.H. (1950). — The Light-mantled Sooty Albatross *Phoebastria palpebrata* Forster at Campbell Island. *Dept. Sci. Ind. Res., Wellington, Cape Exp. Ser., Bull.*, 8 : 5-30.
- SOUTHERN, H.N., CARRICK, R. et POTTERS, W.G. (1965). — The natural history of a population of Guillemots (*Uria aalge* Pont.). *J. Anim. Ecol.*, 34 : 649-665.

- SPELLERBERG, I.F. (1971). — Aspects of McCormick Skua breeding biology. *Ibis*, 113 : 357-363.
- SPURR, E.B. (1975). — Breeding of the Adelie Penguin *Pygoscelis adeliae* at Cape Bird. *Ibis*, 117 : 324-338.
- STONEHOUSE, B. (1956). — The Brown Skua *Catharacta skua lönnbergi* (Mathews) of South Georgia. *FIDS Sc. Rep.*, 14, 25 pp.
- STONEHOUSE, B. (1960). — The King Penguin *Aptenodytes patagonica* of South Georgia. I - Breeding behaviour and development. *FIDS Sc. Rep.*, 23, 81 pp.
- STONEHOUSE, B. (1962). — The tropic birds (Genus *Phaethon*) of Ascension Island. *Ibis*, 103 b : 123-161.
- STONEHOUSE, B. (1970). — Geographic variation in Gentoo Penguins *Pygoscelis papua*. *Ibis*, 112 : 52-57.
- STONEHOUSE, B. (1971). — The Snares Islands Penguin *Eudyptes robustus*. *Ibis*, 113 : 1-7.
- STONEHOUSE, B. et STONEHOUSE, S. (1963). — The Frigate Bird *Fregata aquila* of Ascension Island. *Ibis*, 103 b : 409-422.
- TAYLOR, R.H. (1962). — The Adelie Penguin *Pygoscelis adeliae* at Cape Royds. *Ibis*, 104 : 176-204.
- THOMPSON, M.C., HINES, J.Q., et WILLIAMSON, F.S.L. (1966). — Discovery of the downy young of Kittlitz's Murrelet. *Auk*, 83 : 349-351.
- THORESEN, A.C. (1964). — The breeding behavior of the Cassin Auklet. *Condor*, 66 : 456-476.
- THORESEN, A.C. (1969). — Observations on the breeding behaviour of the Diving Petrel *Pelecanoides u. urinatrix* (Gmelin). *Notornis*, 16 : 241-260.
- TICKELL, W.L.N. (1962). — The Dove Prion, *Pachyptila desolata* Gmelin. *FIDS Sc. Rep.*, 33, 55 pp.
- TICKELL, W.L.N. (1968). — The biology of the great albatrosses, *Diomedea exulans* and *Diomedea epomophora*. *Ant. Res. Ser.*, 12 : 1-55.
- TICKELL, W.L.N. (1975). — Observations on the status of Steller's Albatross (*Diomedea albatrus*) 1973. *XII Bull. Int. Council for Bird Preservation* : 125-131.
- TICKELL, W.L.N. et PINDER, R. (1975). — Breeding biology of the Black-browed Albatross *Diomedea melanophris* and Grey-headed Albatross *D. chrysostoma* at Bird Island, South Georgia. *Ibis*, 117 : 433-451.
- TINBERGEN, N. (1963). — The shell menace. *Natural History*, 72 : 28-35.
- TINBERGEN, N. (1967). — Adaptive features of the Black-headed Gull *Larus ridibundus* L. *Proc. XIV Int. Orn. Congress*, Oxford : 43-59.
- TOLLU, B. (1978). — *Contribution à l'étude des Sphéniscidés du genre Eudyptes dans les Iles Australes Françaises*, Amsterdam, Saint-Paul, Crozet, Kerguelen. Thèse de doctorat, Paris, non publiée.
- TSCHANZ, B. (1968). — Trotellumen. *Z. Tierpsychol.*, Supplément 4, 103 pp.
- TUCK, L.M. (1960). — The Murres, their distribution, populations and biology. A study of the genus *Uria*. *Can. Wildl. Ser.*, 1, 260 pp.
- VAN RYZIN, M.T. et FISHER, H.I. (1976). — The age of Laysan Albatrosses, *Diomedea immutabilis*, at first breeding. *Condor*, 78 : 1-9.
- VAN TETS, G.F. (1965). — A comparative study of some social communication patterns in the Pelecaniformes. *Ornith. Monogr.*, 2 : 1-88.
- VERMEER, K. (1978). — Extensive reproductive failure of Rhinoceros Auklets and Tufted Puffins. *Ibis*, 120 : 112.
- VERMEER, K., VERMEER, R.A., SUMMERS, K.R. et BILLINGS, R.R. (1979). — Numbers and habitat selection of Cassin's Auklet breeding on Triangle Island, British Columbia. *Auk*, 96 : 143-151.

- WARHAM, J. (1963). — The Rockhopper Penguin, *Eudyptes chrysocome*, at Macquarie Island. *Auk*, 80 : 229-256.
- WARHAM, J. (1967). — The White-Headed Petrel *Pterodroma lessoni* at Macquarie Island. *Emu*, 76 : 1-21.
- WARHAM, J. (1971). — Body temperatures of petrels. *Condor*, 73 : 214-219.
- WARHAM, J. (1971). — Aspects of breeding behaviour in the Royal Penguin *Eudyptes chrysolophus schlegeli*. *Notornis*, 18 : 91-115.
- WARHAM, J. (1972). — Breeding seasons and sexual dimorphism in Rockhopper penguins. *Auk*, 89 : 86-105.
- WARHAM, J. (1972). — Aspects of the biology of the Erect-crested Penguin, *Eudyptes sclateri*. *Ardea*, 60 : 145-184.
- WARHAM, J. (1974). — The Fiordland Crested Penguin. *Ibis*, 116 : 1-27.
- WARHAM, J. (1974). — The breeding biology and behaviour of the Snares Crested Penguin. *J. Roy. Soc. N. Z.*, 4 : 63-108.
- WARHAM, J. (1977). — Wing loadings, wing shapes, and flight capabilities of Procellariiformes. *N. Z. J. Zool.*, 4 : 73-83.
- WARHAM, J., KEELEY, B.R. et WILSON, G.J. (1977). — Breeding of the mottled Petrel. *Auk*, 94 : 1-17.
- WESTERSKOV, K. (1963). — Ecological factors affecting distribution of a nesting royal Albatross population. *Proc. XIIIth Int. Orn. Congress* : 795-811.
- WILBUR, H.M. (1969). — The breeding biology of Leach's Petrel *Oceanodroma leucorhoa*. *Auk*, 86 : 433-442.
- WINN, H.E. (1950). — The Black Guillemots of Kent Island, Bay of Fundy. *Auk*, 67 : 477-485.
- WITHERBY, H.F., JOURDAIN, F.C.R., TICEHURST, N.F. et TUCKER, B.W. (1947). — *The Handbook of British Birds*. Vol. 5, 381 pp.
- WOOD, R.C. (1971). — Population dynamics of breeding South-polar skuas of unknown age. *Auk*, 88 : 805-814.
- WOODWARD, P.W. (1972). — The natural history of Kure atoll, northwestern Hawaiian Islands. *Atoll Research Bull.*, 164, 318 pp.
- WORTH, C.B. (1940). — Egg volumes and incubation periods. *Auk*, 57 : 44-60.
- YEATES, G.W. (1968). — Studies on the Adelie Penguin at Cape Royds 1964-65 and 1965-66. *N. Z. J. Mar. Freshw. Res.*, 2 : 472-496.
- YOUNG, E.C. (1963). — The breeding behaviour of the South Polar Skua *Catharacta maccormicki*. *Ibis*, 105 : 203-233.
- ZINO, P.A. (1971). — The breeding of Cory's Shearwater *Calonectris diomedea* on the Salvage Islands. *Ibis*, 113 : 212-217.

# ANNEXE I

## Données par espèces sur les capacités voilières.

I, Poids corporel (g) ; II, Longueur de l'aile (mm) ; III, Surface alaire (cm<sup>2</sup>) ; IV, Aspect-ratio ; V, Indice de Hartman.

	I	II	III	IV	V
<b>Diomédéidés</b>					
<u>Diomedea exulans</u>	8750	668	4337	5, 579	3, 505
<u>Diomedea epomophora</u>	8697	640	4963		3, 427
<u>Diomedea melanophrys</u>	3445	536	2682		3, 627
<u>Diomedea chlororhynchus</u>	2068	470	2507		3, 945
<u>Diomedea chrysostoma</u>	3648	524	2389		3, 282
<u>Diomedea nigripes</u>	3148	495	2759		3, 571
<u>Diomedea immutabilis</u>	3092	470	2726		3, 583
<u>Diomedea irrorata</u>	3290	558			
<u>Diomedea bulleri</u>	3012	500	2538		3, 489
<u>Diomedea cauta</u>	3260	556			
<u>Diomedea albatrus</u>		535			
<u>Phoebetria fusca</u>	2400	503	2494	4, 946	3, 784
<u>Phoebetria palpebrata</u>	2850	518	3226		4, 000
<b>Procellariidés</b>					
<u>Macronectes giganteus</u>	4355	515	2748	3, 685	3, 157
<u>Macronectes halli</u>	4355	515	2846		3, 293
<u>Fulmarus glacialis</u>	758	332	1056		3, 556
<u>Fulmarus glacialisoides</u>	775	335	1120		3, 490
<u>Thalassoica antarctica</u>	680	315	820	3, 771	3, 323
<u>Daption capense</u>	452	265	630		3, 476
<u>Pagodroma nivea</u>	367	271	583	3, 438	3, 493
<u>Pterodroma macroptera</u>	525	306			
<u>Pterodroma lessonii</u>	750	304	815		3, 393
<u>Pterodroma incerta</u>	522	321			
<u>Pterodroma solandri</u>		304			
<u>Pterodroma rostrata</u>		279			
<u>Pterodroma neglecta</u>	380	280			
<u>Pterodroma alba</u>	269	277			
<u>Pterodroma arminjoniana</u>		278			
<u>Pterodroma ultima</u>	380	275	578		3, 381
<u>Pterodroma inexpectata</u>	329	258	542		3, 374
<u>Pterodroma brevirostris</u>	300	260	594		3, 532
<u>Pterodroma mollis</u>	255	253	603		3, 773
<u>Pterodroma cahow</u>	250	261			
<u>Pterodroma hasitata</u>		277			
<u>Pterodroma externa</u>	430	318	795		3, 735
<u>Pterodroma baraui</u>	375	287			
<u>Pterodroma phaeopygia</u>	408	299	768		3, 735
<u>Pterodroma hypoleuca</u>	181	221	525		4, 018
<u>Pterodroma nigripennis</u>	156	226			
<u>Pterodroma longirostris</u>	159	214			
<u>Pterodroma leucoptera</u>	184	225			
<u>Pterodroma cookii</u>	191	230	508		3, 913
<u>Pterodroma defilippiana</u>		235			
<u>Bulweria bulwerii</u>	93	195	465	3, 449	4, 672
<u>Halobaena caerulea</u>	190	214	392		3, 498
<u>Pachyptila vittata vittata</u>	175	208	440		3, 611
<u>Pachyptila vittata salvini</u>	155	190	404		3, 722
<u>Pachyptila desolata</u>	159	190	423		3, 795
<u>Pachyptila belcheri</u>	130	180			
<u>Pachyptila turtur</u>	126	176	336		3, 601
<u>Procellaria cinerea</u>	960	340	1072		3, 254
<u>Procellaria aequinoctialis</u>	1270	376	1455	4, 223	3, 657
<u>Procellaria westlandica</u>	1230	377	1632		3, 739
<u>Calonectris diomedea</u>	946	348	1583	3, 694	4, 115
<u>Calonectris leucomelas</u>		320			
<u>Puffinus pacificus</u>	370	295			
<u>Puffinus bulleri</u>	380	285			
<u>Puffinus carneipes</u>	620	317			
<u>Puffinus creatopus</u>		330			
<u>Puffinus gravis</u>	873	322			
<u>Puffinus griseus</u>	785	300	727	4, 238	2, 880
<u>Puffinus tenuirostris</u>	590	275	730		3, 311
<u>Puffinus nativitatis</u>	360	250			
<u>Puffinus puffinus</u>	458	237	559		3, 144
<u>Puffinus gavia</u>	326	204			
<u>Puffinus huttoni</u>	364	222	487		3, 091
<u>Puffinus lherminieri</u>	200	195			
<u>Puffinus assimilis</u>	238	179	392	3, 353	3, 576

	I	II	III	IV	V
<b>Hydrobatidés</b>					
<u>Oceanites oceanicus</u>	34	144	151	2, 667	3, 618
<u>Oceanites gracilis</u>		127			
<u>Garrodia nereis</u>	30	127	140	2, 308	3, 732
<u>Pelagodroma marina</u>	49	158			
<u>Fregetta tropica</u>	57	165	226		3, 947
<u>Fregetta grallaria</u>	50	156			
<u>Nesofregatta fuliginosa</u>	63	186			
<u>Hydrobates pelagicus</u>	26	116	153		4, 133
<u>Halocyptena microsoma</u>	21	119	137		4, 317
<u>Oceanodroma tethys</u>	26	133			
<u>Oceanodroma castro</u>	43	152	243	3, 333	4, 200
<u>Oceanodroma monorhis</u>	40	158			
<u>Oceanodroma leucorhoa</u>	41	154	237		4, 540
<u>Oceanodroma markhami</u>		171			
<u>Oceanodroma tristrami</u>	83	183			
<u>Oceanodroma melania</u>	59	172	265		4, 179
<u>Oceanodroma homochroa</u>	37	138	193		4, 088
<u>Oceanodroma hornbyi</u>		161			
<u>Oceanodroma furcata</u>	42	160			
<b>Pélécanoididés</b>					
<u>Pelecanoides garnotii</u>	200	136			
<u>Pelecanoides magellani</u>		127			
<u>Pelecanoides georgicus</u>	120	114	191 (105)	2, 926	2, 831 (2, 097)
<u>Pelecanoides urinator</u>	135	121	174		2, 694
<b>Sphéniscidés</b>					
<u>Aptenodytes forsteri</u>	27500	191	392	3, 583	0, 656
<u>Aptenodytes patagonicus</u>	12800	185	342	4, 140	0, 791
<u>Pygoscelis papua</u>	6500	135	189	3, 697	0, 736
<u>Pygoscelis adeliae</u>	4300	110	141	3, 131	0, 730
<u>Pygoscelis antarctica</u>	3800	107	133	3, 424	0, 740
<u>Eudyptes chrysocome</u>	2550	99	119	3, 078	0, 798
<u>Eudyptes sclateri</u>	3600		166		0, 840
<u>Eudyptes pachyrhynchus</u>	3000		120		0, 759
<u>Eudyptes robustus</u>	3000		126		0, 778
<u>Eudyptes chrysolophus</u>	4300	117	163	2, 997	0, 786
<u>Megadyptes antipodes</u>	5200	105	160	3, 673	0, 730
<u>Eudyptula minor</u>	1100	67	60	2, 853	0, 751
<u>Spheniscus humboldti</u>	4200	104	136	3, 109	0, 722
<u>Spheniscus magellanicus</u>	3500	100	132	3, 091	0, 757
<u>Spheniscus demersus</u>	2900		138		0, 824
<u>Spheniscus mendiculus</u>	2200	81	98	2, 750	0, 761
<b>Phaethontidés</b>					
<u>Phaethon aethereus</u>	696	302			
<u>Phaethon rubricauda</u>	715	335			
<u>Phaethon lepturus</u>	347	273			
<b>Sulidés</b>					
<u>Sula bassana</u>	3090	500	1798	4, 324	2, 793
<u>Sula capensis</u>	2638	480			
<u>Sula serrator</u>	2400	463			
<u>Sula nebulxii</u>	1525	428			
<u>Sula variegata</u>	1410	387			
<u>Sula abbotti</u>	1550	457			
<u>Sula dactylatra</u>	1815	435			
<u>Sula sula</u>	930	380			
<u>Sula leucogaster</u>	1150	405			
<b>Frégatidés</b>					
<u>Fregata aquila</u>	1250	580	2786		4, 900
<u>Fregata andrewsi</u>	1475	629			
<u>Fregata magnificens</u>	1525	642	3867	4, 030	5, 480
<u>Fregata minor</u>	1375	592			
<u>Fregata ariel</u>	805	541			
<b>Phalacrocoracidés</b>					
<u>Phalacrocorax auritus</u>	1872	307	1626	2, 860	3, 400
<u>Phalacrocorax carbo</u>	2277	347	2120		3, 500
<u>Phalacrocorax aristotelis</u>	1865	279	1281	2, 473	2, 907
<u>Phalacrocorax pelagicus</u>	1869	269			
<u>Phalacrocorax urile</u>	2138	275			
<u>Phalacrocorax pygmaeus</u>	800	196			
<u>Phalacrocorax olivaceus</u>	1800	262	1301	2, 480	3, 270
<u>Phalacrocorax penicillatus</u>		282			
<u>Phalacrocorax albiventer melanogenys</u>	2230	276	1620	2, 615	3, 027
<u>Phalacrocorax albiventer verrucosus</u>	1700	266			
<u>Phalacrocorax sulcirostris</u>	916	250			
<u>Phalacrocorax fuscescens</u>	1325	272			
<u>Phalacrocorax varius</u>	1913	297			
<u>Phalacrocorax melanoleucos</u>	768	230			
<u>Phalacrocorax gaimardi</u>	1360	244			
<u>Phalacrocorax atriceps</u>	3120	312	1972	2, 255	3, 039



	I	II	III	IV	V
<u>Phalacrocorax harrisi</u>	3336	186			
<u>Phalacrocorax bougainvillii</u>	2025	289			
<u>Phalacrocorax capensis</u>		254			
<u>Phalacrocorax neglectus</u>		274			
<u>Phalacrocorax africanus</u>	638	211			
<u>Phalacrocorax campbelli</u>		280			
<u>Phalacrocorax carunculatus</u>		305			
<u>Phalacrocorax punctatus</u>		237			
<u>Phalacrocorax magellanicus</u>		249			
<u>Phalacrocorax capillatus</u>		318			
<u>Phalacrocorax fuscicollis</u>		274			
<u>Phalacrocorax niger</u>		197			
<u>Phalacrocorax nigroregularis</u>		292			
<b>Stercorariidés</b>					
<u>Stercorarius skua</u>	1633	405	1796	3,089	3,825
<u>Stercorarius maccormicki</u>	1350	390	1823	2,839	3,781
<u>Stercorarius pomarinus</u>	730	353			
<u>Stercorarius parasiticus</u>	445	325	1082	3,393	4,311
<u>Stercorarius longicaudus</u>	285	304			
<b>Laridés</b>					
<u>Larus crassirostris</u>	535	368			
<u>Larus marinus</u>	1680	464	2182	3,256	3,932
<u>Larus schistisagus</u>	1200	440			
<u>Larus fuscus</u>	670	410	1436		4,330
<u>Larus argentatus</u>	1158	418	1674	3,429	3,968
<u>Larus cachinnans</u>	1000	441			
<u>Larus canus</u>	418	342	859		3,928
<u>Larus hyperboreus</u>	1690	442			
<u>Larus glaucoides</u>		401			
<u>Larus glaucescens</u>		410			
<u>Larus ichthyaetus</u>	2000	485			
<u>Larus brunnicephalus</u>		334			
<u>Larus ridibundus</u>	300	294	820	3,114	4,278
<u>Larus melanocephalus</u>		299			
<u>Larus minutus</u>	130	221			
<u>Larus genei</u>	337	303			
<u>Larus occidentalis</u>		405			
<u>Larus thayeri</u>		401			
<u>Larus californicus</u>	590	384			
<u>Larus delawarensis</u>	502	362	1411	3,750	4,790
<u>Larus atricilla</u>	296	317	1018	3,460	4,780
<u>Larus pipixcan</u>	260	276	866	3,350	4,630
<u>Larus philadelphia</u>		255			
<u>Larus dominicanus</u>	940	400	1620	3,184	4,182
<u>Larus heermanni</u>		343			
<u>Larus saundersi</u>		280			
<u>Larus novaehollandiae</u>	312	297			
<u>Larus pacificus</u>	1020	450			
<u>Larus bulleri</u>		283			
<u>Larus scoresbii</u>		335			
<u>Larus fuliginosus</u>		333			
<u>Larus belcheri</u>		368			
<u>Larus hemprichii</u>		343			
<u>Larus audouini</u>		399			
<u>Larus serranus</u>		361			
<u>Larus cirrocephalus</u>		330			
<u>Larus leucophthalmus</u>		312			
<u>Larus modestus</u>		330			
<u>Pagophila eburnea</u>	501	333			
<u>Rissa tridactyla</u>	385	303	790	3,366	3,867
<u>Rissa brevirostris</u>	360	310			
<u>Rhodostethia rosea</u>	225	255			
<u>Xema sabini</u>		265			
<u>Creagrus furcatus</u>	676	418			
<u>Chlidonias hybrida</u>	92	233			
<u>Chlidonias nigra</u>	61	207			
<u>Chlidonias leucoptera</u>		208			
<u>Chlidonias albibristata</u>		250			
<u>Phaetusa simplex</u>		290			
<u>Galocheilidon nilotica</u>	210	257			
<u>Sterna caspia</u>	640	413			
<u>Sterna sandvicensis</u>	230	308	802	3,720	4,440
<u>Sterna hirundo</u>	112	261	395	4,480	4,320
<u>Sterna paradisaea</u>	100	262	356		4,067
<u>Sterna leutica</u>		269			
<u>Sterna albifrons</u>	45	165			

	I	II	III	IV	V
<u>Sterna forsteri</u>	117	257	456	3, 970	4, 370
<u>Sterna dougallii</u>	117	230			
<u>Sterna fuscata</u>	195	285			
<u>Sterna bergii</u>	325	320			
<u>Sterna anaethetus</u>	96	220			
<u>Sterna virgata</u>	125	255	607		4, 212
<u>Sterna vittata</u>	140	261	499	3, 876	4, 073
<u>Sterna maxima</u>	470	373	968	4, 690	3, 950
<u>Sterna striata</u>		271			
<u>Sterna bengalensis</u>	241	310			
<u>Sterna nereis</u>	57	183			
<u>Sterna sumatrana</u>	99	221			
<u>Sterna elegans</u>		306			
<u>Sterna eurypnatha</u>		310			
<u>Sterna hirundinacea</u>		286			
<u>Sterna repressa</u>		249			
<u>Sterna aurantia</u>		286			
<u>Sterna melanogastra</u>		229			
<u>Sterna lunata</u>		254			
<u>Sterna trudeaui</u>		263			
<u>Sterna superciliaris</u>		183			
<u>Sterna lorata</u>		185			
<u>Sterna balaenarum</u>		170			
<u>Larosterna inca</u>		284			
<u>Procelsterna cerulea</u>	45	177			
<u>Anous stolidus</u>	192	278			
<u>Anous minutus</u>	105	222			
<u>Anous tenuirostris</u>	99	209	404		4, 442
<u>Gygis alba</u>	110	235	400		4, 502
Alcidés					
<u>Uria aalge</u>	960	212	406 (180)	3, 434	2, 065 (1, 376)
<u>Uria lomvia</u>	950	217			
<u>Alca torda</u>	710	205	350 (157)	3, 551	2, 196 (1, 472)
<u>Pinguinus impennis</u>	5000	169			
<u>Cephus grylle</u>	425	169	308 (124)	2, 621	2, 394 (1, 520)
<u>Cephus columba</u>	465	177			
<u>Cephus carbo</u>	490	193			
<u>Brachyramphus marmoratus</u>	235	141			
<u>Brachyramphus brevirostris</u>	230	140			
<u>Endomychura hypoleuca</u>	155	117			
<u>Endomychura craveri</u>	150	110			
<u>Synthliboramphus antiquus</u>	205	137	225		2, 524
<u>Synthliboramphus wumizusume</u>		131			
<u>Alle alle</u>	165	119	146		2, 390
<u>Ptychoramphus aleuticus</u>	170	131	181		2, 427
<u>Aethia cristatella</u>	285	134			
<u>Aethia pygmaea</u>	120	109			
<u>Aethia pusilla</u>	90	95			
<u>Cyclorhynchus psittacula</u>	320	152			
<u>Cerorhinca monocerata</u>	530	183	363		2, 355
<u>Fratercula arctica</u>	470	174	283 (120)	3, 043	2, 276 (1, 483)
<u>Fratercula corniculata</u>	620	178			
<u>Lunda cirrhata</u>	805	193	440		2, 499

## ANNEXE

## Données par espèce

I, Nombre d'œufs pondus par an ; II, Taux annuel de survie de des immatures (pour toute la période d'immaturité) : calculé pour en accroissement ; VI, Taux de survie des immatures observé ; IX, Taux de survie

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
<b>Diomédéidés</b>									
<u>Diomedea exulans</u>	0, 5	0, 9642	27, 4	0, 238			4	9+	0, 59
<u>Diomedea epomophora</u>	0, 5	0, 9700	32, 8	0, 158				8	0, 75
<u>Diomedea bulleri</u>	1	0, 8890	8, 5						
<u>Diomedea irrorata</u>	1	0, 9620	25, 8	0, 599		0, 706	3	7	0, 16
<u>Diomedea immutabilis</u>	1	0, 9397	16, 1	0, 258		0, 252	7	8, 7	0, 468
<u>Diomedea chrysostoma</u>	0, 5	0, 9300	13, 8	0, 575					0, 47
<u>Diomedea melanophrys</u>	1	0, 9300	13, 8	0, 438			7		0, 32
<u>Diomedea nigripes</u>	1	0, 9373	15, 4	0, 287		0, 234	5		0, 437
<b>Procellariidés</b>									
<u>Macronectes giganteus</u>	1	0, 9600	24, 5	0, 154			3	8, 4	0, 520
<u>Fulmarus glacialis</u>	1	0, 9691	31, 9	0, 134	7% 0, 439		9?		0, 46
<u>Fulmarus glacialisoides</u>	1	0, 9505	19, 7	0, 153	2% 0, 218				0, 645
<u>Daption capense</u>	1	0, 9450	17, 7	0, 269					0, 409
<u>Pagodroma nivea</u>	1	0, 9450	17, 7	0, 232					0, 475
<u>Pterodroma inexpectata</u>	1	0, 7602	3, 7	0, 742					0, 646
<u>Pterodroma hypoleuca</u>	1	0, 7674	3, 8						0, 245
<u>Bulweria bulwerii</u>	1	0, 9001	9, 5			0, 714			0, 634
<u>Puffinus griseus</u>	1	0, 9300	13, 8					6	
<u>Puffinus puffinus</u>	1	0, 9500	19, 5	0, 162				5, 5	0, 618
<u>Puffinus tenuirostris</u>	1	0, 9500	19, 5			0, 362		6, 0	
<u>Puffinus pacificus</u>	1	0, 4338	1, 3						0, 80
<u>Puffinus nativitatis</u>	1	0, 4041	1, 2						
<u>Puffinus lherminieri</u>	1, 3	0, 9320	14, 2						
<b>Hydrobatidés</b>									
<u>Hydrobates pelagicus</u>	1	0, 9300	13, 8	0, 342			3	4, 5	0, 409
<u>Oceanodroma castro</u>	1	0, 8800	7, 8	0, 587					
<u>Oceanodroma leucorhoa</u>	1	0, 9400	16, 2	0, 382			3		0, 314
<u>Oceanites oceanicus</u>	1	0, 5400	1, 7						0, 193
<b>Sphéniscidés</b>									
<u>Aptenodytes patagonicus</u>	0, 7	0, 822	5, 1	0, 928			4		0, 548
<u>Aptenodytes forsteri</u>	1	0, 9509	19, 9	0, 1887		0, 1914	3	5, 23	0, 644
<u>Pygoscelis adeliae</u>	1, 9	0, 86	6, 6	0, 356			3	5, 4	0, 414
<u>Eudyptes chrysolophus</u>	2	0, 86	6, 6	0, 412			5	8, 1	0, 340
<u>Megadyptes antipodes</u>	2	0, 855	6, 4	0, 244		0, 260	2	3, 2	0, 595
<u>Spheniscus demersus</u>	1, 7	0, 92	12, 0	0, 325			2		0, 290
<u>Spheniscus mendiculus</u>	2			0, 169					0, 650
	3	0, 89	8, 6	0, 338					0, 217

## I

ur la démographie.

dultes ; III, Espérance de vie à 1 (2) ans ; IV, Taux de survie ne population en équilibre ; V, Même taux pour une population 'II, Age de la première reproduction ; VIII, Age moyen de repro- u nid (œufs et poussins).

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
<b>Phaethontidés</b>									
<u>Phaethon rubricauda</u>	1, 2	0, 823	5, 1			0, 185	5		0, 265
<b>Frégatidés</b>									
<u>Fregata minor</u>	1	0, 7270	3, 2	0, 951					0, 574
<b>Phalacrocoracidés</b>									
<u>Phalacrocorax aristotelis</u>	3, 1	0, 861	6, 7	0, 145				4	0, 618
<u>Phalacrocorax carbo</u>	3, 4	0, 88	7, 8	0, 192				4-5	0, 368
<u>Phalacrocorax auritus</u>	3, 5	0, 93	13, 8	0, 112					
<u>Phalacrocorax harrisi</u>	2, 75	0, 76	3, 7						
		0, 874	7, 4	0, 610		0, 4625	1, 4	2, 5	0, 184
<b>Sulidés</b>									
<u>Sula bassana</u>	1	0, 898	9, 3	0, 279	3% 0, 362			5	0, 73
<u>Sula capensis</u>	1	0, 95	19, 5	0, 137	3% 0, 219				
<u>Sula serrat</u>	1	0, 94	16, 2	0, 162				3-4	0, 74
<u>Sula dactylatra</u>	1, 8	0, 955	21, 7	0, 120				6	0, 75
<u>Sula leucogaster</u>	2	0, 914	11, 1	0, 290		0, 369		4	0, 33
<u>Sula sula</u>	1	0, 92	12, 0	0, 242		0, 192	3		0, 40
<u>Sula nebulosii</u>	3, 8	0, 83	5, 4	0, 515				3-4	0, 66
		0, 7838	4, 1				3		
<b>Stercorariidés</b>									
<u>Stercorarius skua</u>	1, 9	0, 9250	12, 8	0, 128				5-6	0, 615
<u>Stercorarius maccormicki</u>	1, 7	0, 9383	15, 7	0, 273				5-6	0, 264
<b>Laridés</b>									
<u>Creagrus furcatus</u>	1, 2	0, 9245	12, 7	0, 433		0, 190		4	0, 368
<u>Rissa tridactyla</u>	2, 0	0, 9317	14, 1	0, 118	13% 0, 342			3-4	0, 58
<u>Larus ridibundus</u>	2, 9	0, 8760	7, 6	0, 214	13% 0, 438				
<u>Larus argentatus</u>	2, 7	0, 85	6, 2			0, 350			0, 087
<u>Larus fuscus</u>	2, 7	0, 9185	11, 8	0, 227	13% 0, 589			4, 4	0, 266
<u>Larus glaucescens</u>	3	0, 9054	10, 1	0, 191	13% 0, 454			4	0, 367
<u>Anous stolidus</u>	1	0, 9	9, 5	0, 142					0, 470
<u>Sterna lunata</u>	1	0, 7816	4, 1	0, 870					0, 502
<u>Sterna fuscata</u>	1	0, 6828	2, 7						0, 490
<u>Sterna hirundo</u>	1	0, 6083	2, 1				4	6	0, 419
	3	0, 7508	3, 5	0, 248					0, 67
<b>Alcidés</b>									
<u>Uria aalge</u>	1, 1	0, 937	15, 4	0, 178				5	0, 642
		0, 8924	8, 8	0, 305					
<u>Uria lomvia</u>	1, 6	0, 870	7, 2	0, 368					
		0, 91	10, 6	0, 428		0, 349		5	0, 263
<u>Alca torda</u>	1, 1	0, 96	24, 5	0, 117					
		0, 9142	11, 2	0, 252				4	0, 619
		0, 89	8, 6	0, 323					
<u>Fratercula arctica</u>	1	0, 955	21, 7	0, 129				4	0, 699
		0, 909	10, 5	0, 260					

### ANNEXE III

#### Données par espèces sur la température centrale et la biologie de la reproduction.

I, Température centrale (°C) ; II, Nombre d'œufs pondus par an ; III, Poids de l'œuf (g) ; IV, Rapport du poids de l'œuf au poids de l'adulte (%) ; V, Durée des périodes d'incubation (jours) ; VI, Durée de l'incubation (jours) ; VII, Durée de l'élevage au nid du poussin (jours) ; VIII, Rapport du poids du poussin à l'envol au poids de l'adulte (%) ; IX, Nombre de nourrissages du poussin par jour ; X, Poids du contenu stomacal (en % du poids de l'adulte) ; XI, Quantité consommée chaque jour par le poussin (en % du poids de l'adulte) ; XII, Amaigrissement possible de l'adulte (en % du poids maximum).

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
<b>Diomédéidés</b>												
<u>Diomedea exulans</u>	37°5	0,5	488	5,6	8,3	76	270	126	0,39	8,1	3,1	
<u>Diomedea epomophora</u>	38°7	0,5	425	4,9	6,5	79	236					
<u>Diomedea irrorata</u>		1	284	8,6	20,2	61	167	123				
<u>Diomedea nigripes</u>	37°6	1	291	9,2	7,3	66	140		0,61			
<u>Diomedea immutabilis</u>	37°0	1	279	9,0	10,6	64	165		0,75			25,4
<u>Diomedea melanocephala</u>	38°7	1	260	7,5	9,2	68	120	102	0,48	10,2	4,8	
<u>Diomedea bulleri</u>	39°5	1	257	8,3	10,8							
<u>Diomedea chlororhynchos</u>		1	210	10,2		80	130					
<u>Diomedea chrysostoma</u>	39°7	0,5	276	7,6	9,9	72	140	92	0,52	8,3	4,3	
<u>Phoebastria palpebrata</u>	38°1	0,5	260	10,8	12,0	67	142	98	0,39			
<u>Phoebastria fusca</u>	38°3	0,5	244	9,8	8,5	70	160	91	0,42			
<b>Procellariidés</b>												
<u>Macronectes giganteus</u>	38°8	1	246	5,6	5,9	59	114		0,46			10,5
<u>Macronectes halli</u>	38°1	1	246	5,6	7,4	59	114	89				
<u>Fulmarus glacialis</u>	38°8	1	103	13,3	3,6	46	52	114				
<u>Fulmarus glacialis</u>	38°8	1	101	13,4	4,5	49	53	114	0,48			
<u>Daption capense</u>	38°7	1	64	14,2	3,7	45	48	104				
<u>Pagodroma nivea</u>	38°7	1	56	15,3	5,6	44	50	99				
<u>Pterodroma macroptera</u>		1	80	15,2	12,5	53	131	93	0,26	18,5	4,8	
<u>Pterodroma lesseni</u>	38°9	1	99	13,2		60	102	95				
<u>Pterodroma alba</u>		1	56	20,8	5,0	53						
<u>Pterodroma ultima</u>	37°8	1										
<u>Pterodroma inexpectata</u>		1	61	18,5	13,3	50,5			0,33			
<u>Pterodroma brevirostris</u>	37°6	1	49	16,3	10,1	49	60	90				
<u>Pterodroma motilis</u>	37°7	1										
<u>Pterodroma cahow</u>		1			11,0		95		0,75			
<u>Pterodroma phaeopygia</u>		1	66	16,2	7,8	52		86	0,5			
<u>Pterodroma hypoleuca</u>	38°5	1										
<u>Pachyptila vittata vittata</u>		1	33	18,9		56	50	99	0,65			
<u>Pachyptila vittata salvini</u>	37°0	1	32	20,3			60	97	0,59			
<u>Pachyptila desolata</u>	40°3	1	33	20,8	3,0	45	51	113				
<u>Pachyptila turtur</u>	38°6	1	24	19,2	6,5	55	49		0,77			
<u>Bulweria bulwerii</u>	37°4	1	21	22,6		45	62					
<u>Procellaria aequinoctialis</u>	37°3	1	124	9,8	8,2	58	94	79				
<u>Procellaria westlandica</u>		1	130	10,6		62	120	93				
<u>Procellaria cinerea</u>	38°1	1	110	11,8			82					
<u>Calonectris diomedea</u>	37°4	1	104	11,0	5,9	54	97	128	0,8	17,0	13,6	
<u>Calonectris leucomelas</u>		1				64	66					
<u>Puffinus pacificus</u>	37°7	1			3,7	53						
<u>Puffinus carneipes</u>		1					92					
<u>Puffinus griseus</u>	37°8	1	95	12,1		56	97		0,47			
<u>Puffinus tenuirostris</u>	38°1	1	85	15,6	12,5	53,5	94					
<u>Puffinus nativitatis</u>	38°0	1	63	17,5		52	96					
<u>Puffinus puffinus</u>	37°0	1	58	13,6	5,9	51	72,5	100	0,59	9,6	5,7	11,5
<u>Puffinus huttoni</u>	37°3	1	70	19,2								
<u>Puffinus lherminieri</u>	37°8	1			9,0	51	72,5		1,0			
<u>Puffinus assimilis</u>	38°3	1			2,0	52,5	72,5		0,75			
<b>Hydrobatidés</b>												
<u>Oceanites oceanicus</u>	38°8	1	10	29,7	1,2	41	55	190	1,0			
<u>Garrodia nereis</u>	40°7	1	9	30,0		42,5						
<u>Pelagodroma marina</u>		1	12	24,5	4,0	55	58		0,8			
<u>Fregetta tropica</u>	39°8	1	15	26,3	3,0	41	68	122				
<u>Nesofregetta fuliginosa</u>		1	20	29,4								
<u>Hydrobates pelagicus</u>		1	7	26,9	2,5	40,6	62,8		0,82		18,7	
<u>Oceanodroma castro</u>		1	10	22,5	5,0	40,5	70					
<u>Oceanodroma leucorhoa</u>	37°2	1	9	21,7	2,7	41,5	66					
<u>Oceanodroma fuscata</u>		1	12,6	21	2-3	49,8	63	110		20		
<b>Pélécanoidés</b>												
<u>Pelecanoides magellani</u>		1				50	50					
<u>Pelecanoides georgicus</u>	38°7	1	17,4	16,9		46,4	45,5	96	1,0		35,9	
<u>Pelecanoides urinator</u>	38°0	1	17,4	13,5	2,0	54	54	110	1,0		27,3	11,0

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
<b>Sphénisciformes</b>												
<u>Aptenodytes patagonicus</u>	37*7	0,7	310	2,4	15,1	54	345	78				39
<u>Aptenodytes forsteri</u>	36*2	1	445	1,6	64	63	160	46	0,102	9,9	0,01	33
<u>Pygoscelis papua</u>	38*1	2	138	2,1	3,1	35	80	85			15,4	32
<u>Pygoscelis adeliae</u>	38*5	1,9	117	2,7	6,1	35	51	75	0,7	10,7	7,5	33
<u>Pygoscelis antarctica</u>		2,1	105	2,8	2,8	36	57	93	2			
<u>Eudyptes chrysocome</u>		2	100	3,9	10,0	33	70	78	0,7			50
<u>Eudyptes pachyrhynchus</u>		2	110	3,1	11,0	34	75	65	0,9			42
<u>Eudyptes robustus</u>		2			10,8	33	75	88	0,8			
<u>Eudyptes sceleratus</u>	38*6	2	124	3,1		35	75	83	0,8			50
<u>Eudyptes chrysolophus</u>		2	128	3,0	9,5	36	65		0,7			41
<u>Megadyptes antipodes</u>	37*8	2	138	2,5	1,8	44	106	105	1,5	10,2	15,3	22
<u>Eudyptula minor</u>	39*0	2,2	55	4,7	0,7	37	58	89	1,7	14,2	24,1	44
<u>Spheniscus demersus</u>		1,7			2,0	39	113					
<u>Spheniscus magellanicus</u>		2	128	3,7		43	77	75				
<u>Spheniscus mendiculus</u>		4				41	55	76				
<b>Phaethontidés</b>												
<u>Phaethon aethereus</u>		1	63,5	9,1	6,0	42,5	90	105	0,667			
<u>Phaethon rubricauda</u>	38*9	1	69,5	9,7	5,5	44	91,3	112	0,714			
<u>Phaethon lepturus</u>		1	41,3	11,9	4,0	41	72	95	0,667			
<b>Frégatidés</b>												
<u>Fregata aquila</u>		1	75,8	6,0	1,5	44	154	100	2,0			
<u>Fregata andrewsi</u>		1	82	5,6	2,5	54	170	88	0,75			
<u>Fregata magnificens</u>		1				50	170	85	2,0			
<u>Fregata minor</u>	39*3	1	83	6,0	4,0	55	170	101	0,384			14,0
<u>Fregata ariel</u>		1	59	7,3	4,0	45	140	99	0,417			14,1
<b>Phalacrocoracidés</b>												
<u>Phalacrocorax auritus</u>	40*1	3-4			0,083	28	39	99	6,0			
<u>Phalacrocorax carbo</u>	39*8	3-4	46,2	2,0		28	50	98	2,0		48,3	
<u>Phalacrocorax aristotelis</u>	40*4	3	42,6	2,3		31	60	86		10,2		
<u>Phalacrocorax pelagicus</u>		3-5				31						
<u>Phalacrocorax urile</u>		3-4					60					
<u>Phalacrocorax pygmaeus</u>		4-6	23	2,9		30	70					
<u>Phalacrocorax olivaceus</u>		4							5,5			
<u>Phalacrocorax penicillatus</u>		4										
<u>Phalacrocorax albiventer</u>	38*7	2-3	55	2,5	0,5	29	56	105	2,5			
<u>Phalacrocorax sulcirostris</u>		4										
<u>Phalacrocorax fuscescens</u>		2										
<u>Phalacrocorax varius</u>		3,32								4,6		
<u>Phalacrocorax melanoleucos</u>		3-5										
<u>Phalacrocorax gaimardi</u>		2-4										
<u>Phalacrocorax atriceps</u>		3										
<u>Phalacrocorax harrisi</u>		2-3	69,3	2,1								
<u>Phalacrocorax bougainvillii</u>		2-3										
<u>Phalacrocorax capensis</u>		2-3										
<u>Phalacrocorax neglectus</u>		2-3										
<u>Phalacrocorax africanus</u>		4	23	3,6		24						
<u>Phalacrocorax campbelli</u>		3										
<u>Phalacrocorax carunculatus</u>		1-2										
<u>Phalacrocorax punctatus</u>		2-4										
<u>Phalacrocorax magellanicus</u>		3										
<b>Sulidés</b>												
<u>Sula bassana</u>	41*4	1	104,5	3,4	1,371	44	90	132	2,7			
<u>Sula capensis</u>		1	102,9	3,9	1,615	44	98	112		13,0		3,9
<u>Sula serrator</u>		1	96	4,0	1,137	45	100	121	2,0			
<u>Sula nebulosus</u>		1,9	62,7	4,1	0,896	41	102	100	1,8			
<u>Sula variegata</u>		2,5	50	3,5	0,292	42	98	99	1,7			
<u>Sula abbotti</u>		1	112,2	7,2	2,166	57	168	76	1,5			
<u>Sula dactylatra</u>	40*7	1,6	67,3	3,7	0,842	44	115	100	1,4			
<u>Sula sula</u>	40*3	1	47,1	5,1	2,413	45	102	95	0,92	21,5	19,8	
<u>Sula leucogaster</u>		2,0	47,2	4,1	0,50	45	120	74	2,0			
<b>Stercorariidés</b>												
<u>Stercorarius skua</u>	41*0	2	102	6,2	0,08	29	46	98	11	2,4	26,9	
<u>Stercorarius macrormicki</u>	41*3	2	92	6,8	0,09	30	55	100	5,8	2,2	11,1	
<u>Stercorarius parasiticus</u>	40*4	2	50	11,3		25,5	31,5					
<u>Stercorarius longicaudus</u>		2				23	26,5					

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
<b>Laridés</b>												
<u>Larus atricilla</u>		3				20						
<u>Larus canus</u>		3	51	12, 2	0, 10	25, 5	33					
<u>Larus delawarensis</u>		3				26, 5						
<u>Larus californicus</u>	40°0	3	73	12, 3		25						
<u>Larus marinus</u>	2-3	112	6, 6			28	60	83				
<u>Larus dominicanus</u>	40°9	2, 3	80	8, 5	0, 16	27	50	74	9			
<u>Larus occidentalis</u>		3				26	49					
<u>Larus glaucescens</u>	41°7	3				27						
<u>Larus hyperboreus</u>	40°7	3				27, 5						
<u>Larus argentatus</u>	42°3	3	99	8, 5		28, 5	41	65				
<u>Larus cachinnans</u>	2-3	89	8, 9	0, 14		26	42, 5					
<u>Larus fuscus</u>		3	77			24	30					
<u>Larus ridibundus</u>	41°4	3	38	12, 7		23	42		4, 5	9, 2	41, 7	15, 0
<u>Larus philadelphia</u>		3				23, 5						
<u>Larus pipixcan</u>	40°9	3										
<u>Larus minutus</u>		3				23	22, 5					
<u>Creagrus furcatus</u>		1	74, 3	11, 0		32, 7	60-70	98	0, 7			
<u>Rhodostethia rosea</u>		3			0, 5	21						
<u>Xema sabini</u>		2				24, 5						
<u>Rissa tridactyla</u>	41°4	2	48	12, 4	0, 75	24, 5	35	84	4, 5			
<u>Rissa brevirostris</u>		2				25						
<u>Pagophila eburnea</u>	40°4	2				25, 5	30					
<u>Chlidonias hybrida</u>	2-3					18	21					
<u>Chlidonias niger</u>	41°6	3				21, 5	28					
<u>Gelochelidon nilotica</u>		3	29	14, 0		22, 5	31, 5					
<u>Hydroprogne tschegryva</u>	2-3	64	10, 0			21	32, 5					
<u>Sterna bergii</u>		1				28	40					
<u>Sterna sandvicensis</u>	1-2	35	15, 2			22, 5	35		7, 0			
<u>Sterna dougallii</u>	2-3					23, 5						
<u>Sterna hirundo</u>		3	20	17, 4		25, 7	27					
<u>Sterna paradisea</u>		2	19	18, 5	0, 5	21, 5	24, 5					
<u>Sterna vittata</u>	40°9	1-2	30	21, 4		24, 3	30					
<u>Sterna virgata</u>		1	20	16, 0								
<u>Sterna forsteri</u>	41°4	3				23						
<u>Sterna aleutica</u>		2				21						
<u>Sterna anaethetus</u>		1	20	20, 6				78				6, 6
<u>Sterna fuscata</u>	40°5	1	36	18, 4	3, 5	29	60	92	0, 82			
<u>Sterna albifrons</u>	2-3	8	17, 1			21	16					
<u>Procelsterna cerulea</u>		1			0, 83							
<u>Anous stolidus</u>		1				33, 5	35	89				
<u>Anous minutus</u>	41°4	1			0, 73	35	45					
<u>Gygis alba</u>	40°4	1			3, 0	36	48	64				
<b>Alciiformes</b>												
<u>Uria aalge</u>	39°9	1, 1	109	11, 3		33	22	22	2, 5	3, 1	7, 8	10-15
<u>Uria lomvia</u>	39°8	1, 6	110	11, 9		33	22	25			10, 0	10-15
<u>Alca torda</u>	39°7	1, 1	95	13, 0	0, 21	36	19	27	5, 9	0, 5	3, 1	
<u>Pinguinus impennis</u>		1	463	9, 3		44						
<u>Cephus grylle</u>	40°4	1, 8	51	12, 0	0, 5	28	40	95				
<u>Cephus columba</u>	40°6	2	55	12, 2	0, 37	31	36	94	16, 2			
<u>Cephus carbo</u>		2										
<u>Brachyrampus marmoratus</u>		1	36	16, 2	1	30	21	70	2			7
<u>Brachyrampus brevirostris</u>		1	34	15, 2			24					
<u>Endomychura hypoleuca</u>	1-2	37	23, 7	0, 5			2					
<u>Endomychura craveri</u>	1-2	35	23, 2			22	2	15				
<u>Synthliboramphus antiquus</u>	39°7	2	45	21, 9	3, 0	35	2					5
<u>Synthliboramphus wumizusume</u>		2					2					
<u>Alle alle</u>		1	25	15, 0		24	27	71	8, 5	1, 9	16, 0	
<u>Ptychoramphus aleuticus</u>	40°2	1	29	17, 0	1	37	45	84	2	16, 4	33, 5	
<u>Aethia cristatella</u>		1	41	14, 2			32	79		7, 4		10-15
<u>Aethia pygmaea</u>		1				30 ?	30 ?					
<u>Aethia pusilla</u>		1	17	19, 0			32	88		6, 7		10-15
<u>Cyclorhynchus psittacula</u>	40°4	1	38	13, 4		35	35	77	6, 6	6, 9	45, 6	5
<u>Cerorhinca monocerata</u>	39°6	1	77	14, 8	2	35	40	71	2	5, 7	11, 4	
<u>Fratercula arctica</u>	39°1	1	62	13, 0		42	51	68	4, 5	2, 4	10, 6	10, 8
<u>Fratercula corniculata</u>	40°1	1	57	9, 5		41	38	67				5
<u>Lunda cirrhata</u>	39°6	1	91	11, 5	0, 5	30						